ISSN 0181-0626

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION A

zoologie
biologie et écologie animales

4e SERIE T. 1 1979 N° 3

Paru le 30 septembre 1979

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeurs : Prs E.-R. Brygoo et M. Vachon.

Comité de rédaction : MM. et Mmes M.-L. Bauchot, E.-R. Brygoo, J. Dorst, P. Dupérier, C. Dupuis, J. Fabriès, J.-C. Fischer, N. Hallé, J.-L. Hamel, S. Jovet, R. Laffitte, Y. Laissus, C. Lévi, D. Molho, C. Monniot, M. Vachon.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en six fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales — B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie — C : Sciences de la Terre, géologie et paléontologie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1979

Abonnement général : 640 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 490 F.
Section B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie : 100 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 130 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 1, 1979, section A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), nº 3

SOMMAIRE

C. Monniot et F. Monniot. — Tuniciers benthiques récoltés au cours de la campagne Norbi en mer de Norvège 563

J. A. Ortea. — Deux nouveaux Doridiens (Mollusca, Nudibranchiata) de la côte nord d'Espagne 575

A. J. Petter. — Trois Nématodes parasites de Poissons en Malaisie 585

R. Bourgat. — Trématodes d'Amphibiens du Togo 597

J.-P. Mauriès. — Stemmiulides (Myriapoda, Diplopoda) nouveaux et peu connus d'Afrique et d'Amérique 625

K. Baba. — Expédition Rumphius II (1975). Crustacés parasites, commensaux, etc. (Th. Monod et R. Serène, éd.). VII. Galatheid Crustaceans (Decapoda, Anomura) 643

J.-P. Gasc et S. Renous. — La région pelvi-cloacale de *Dibamus* (Squamata, Reptilia). Nouvelle contribution à sa position systématique 659

G. A. Remanantsoa. — Description de deux nouvelles espèces de *Brookesia* (Reptilia, Squamata, Chamaeleonidae) : *B. legendrei* et *B. bonsi* 685

M. Thireau. — L'encéphalisation chez les Urodèles. II. Analyse volumétrique des régions télencéphaliques 695

J. Lescure. — Étude taxinomique et éco-éthologique d'un Amphibien des petites Antilles : *Leptodactylus fallax* Müller, 1926 (Leptodactylidae) 757

H. H. DeWitt and J.-C. Hureau. — Fishes collected during " Hero " Cruise 72-2 in the Palmer Archipelago, Antarctica, with the description of two new genera and three new species 775

J. Daget. — Description de *Platyglanis depierrei* n. gen., n. sp. (Pisces, Bagridae) du Sanaga (Sud Cameroun) 821

P. Bianco. — La distribuzione del vairone (Pisces, Cyprinidae) in Italia e suo rinvenimento nel fiume Biferno nel Molise 827

L. A. Maugé et Y. Plessis. — Première capture aux îles Gambier de *Praealticus bilineatus* (Peters, 1868) (Pisces, Blenniidae) 833

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section A, nº 3 : 563-573.

Tuniciers benthiques récoltés au cours de la campagne Norbi en mer de Norvège

par Claude Monniot et Françoise Monniot *

Résumé. — Au cours de la campagne Norbi, de nombreux dragages et chalutages profonds ont rapporté un grand nombre de spécimens de Tuniciers, mais seulement deux espèces dont la répartition dans l'Atlantique est très large. Un seul chalutage à 250 m a permis de récolter six espèces d'ascidies dont trois sont nouvelles.

Abstract. — During the Norbi cruise, numerous deep dredges and trawls were made, and many Tunicates were collected of which two species only are widely distributed in the Atlantic. In a single trawl at a depth of 250 m, six ascidian species were collected, three of which are new.

Au cours de la campagne océanographique franco-suédoise Norbi qui s'est déroulée en juillet-août 1975 dans les divers bassins de la mer de Norvège, les nombreux dragages et chalutages profonds ont presque tous permis de récolter des Tuniciers en grand nombre. Cependant ils sont extrêmement peu variés puisque deux espèces seulement sont présentes : *Hexacrobylus indicus* Oka, 1913 (Sorberacea), et *Araneum sigma* Monniot et Monniot, 1973 (Cionidae). Ces deux espèces ont une très large répartition puisque la première vit dans l'Atlantique Est, Nord et Sud, et peut-être dans l'océan Indien ; la deuxième a été récoltée dans tout l'Atlantique.

On peut donc considérer que, pour les Tuniciers abyssaux, la mer de Norvège représente une zone exceptionnellement pauvre, n'ayant que peu de relations avec l'Atlantique. Cette faible diversité spécifique s'oppose à ce que l'on trouve dans tous les autres bassins atlantiques profonds et s'explique par la présence d'un seuil particulièrement élevé (Wyville-Thompson ridge) et l'origine relativement récente de la mer de Norvège.

Un chalut à perche traîné devant Tromsø à 250 m de profondeur et qui s'est envasé a permis de récolter six espèces d'ascidies dont trois nouvelles. La faune du plateau continental serait donc plus diversifiée que celle du centre des bassins.

* *Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle 55 rue de Buffon, 75005 Paris. — RCP du CNRS, nº 462.*

Liste des prélèvements contenant des Tuniciers [1]

N° engin	Prof. (m)	Point	Nb. indiv.	Espèce
CP 1	2 615	64°24'3N-01°43'9E	4	*H. indicus*
DS 3	2 538	64°19'9N-01°39'8E	43	*H. indicus*
DS 4	3 016	65°29'N-00°02'5E	4	*A. sigma*
CP 3	2 904	65°15'6N-00°01'8E	4	*A. sigma*
CP 4	2 913	65°13'6N-00°05'6E	3	*A. sigma*
CP 6	3 522	66°44'2N-01°44'9W	1	*A. sigma*
DS 8	3 213	69°14'3N-04°18'4E	13	*A. sigma*
DS 9	3 211	69°09'8N-04°32'2E	1	*A. sigma*
DS 10	2 939	69°38'4N-10°28'6W	27	*A. sigma*
DS 11	2 957	69°32'9N-10°22'3E	50	*A. sigma*
DS 12	3 200	76°54'4N-01°44'6E	39	*A. sigma*
DS 13	3 193	76°54'3N-01°49'E	8	*A. sigma*
DS 14	3 709	76°02'7N-01°47W	1	*A. sigma*
DS 15	3 595	74°42'9N-03°27'6W	5	*A. sigma*
CP 16	2 937	73°28'2N-10°06'6W	120	*A. sigma*
DS 17	2 941	73°27'9N-09°50'5W	185	*A. sigma*
CP 17	2 502	73°30'7N-13°39'6W	196	*A. sigma*
			1	*H. indicus*
DS 18	2 470	73°36'3N-13°35'1W	35	*A. sigma*
KR 10	2 957	69°28'N-10°12'5E	1	*A. sigma*
KR 20	2 904	73°28'1N-09°48'W	1	*A. sigma*
CP 11	250	devant Tromsø	4	*Sidnyum radicosum* n. sp.
			2	*Ascidia obliqua*
			3	*Polycarpa kornogi*
			41	*Polycarpa fibrosa*
			50	*Polycarpa porculus* n. sp.
			1	*Molgula herdmani*
			60	*Molgula vara* n. sp.

Sidnyum radicosum n. sp.
(Fig. 1, A, B ; 4, A)

Les quatre colonies sont cylindriques couvertes de sable noir. Elles sont constituées d'une partie massive qui contient les thorax et les abdomens des zoïdes et d'une série de « racines » indépendantes qui contiennent les postabdomens (fig. 4, A). La plus grande colonie mesure 7 mm de haut et 6,5 mm de diamètre pour la partie supérieure et les rhizoïdes ont 9 mm de long. Les zoïdes sont très contractés. Le siphon buccal porte huit lobes. Le siphon cloacal est surmonté d'une languette assez courte mais profondément divisée en trois lobes à peu près égaux. La partie ventrale de l'ouverture cloacale est tridentée, la paroi thoracique porte de forts rubans musculaires longitudinaux.

Il y a huit rangs de stigmates seulement, courts, qui n'atteignent pas l'endostyle et qui s'interrompent sur la ligne médio-dorsale. Nous avons compté huit stigmates par 1/2 rang. L'anus s'ouvre entre le 4e et le 5e rang de stigmates.

1. Le matériel de la campagne Norbi a été trié par le Centre national de Tri d'Océanographie Biologique (CENTOB).

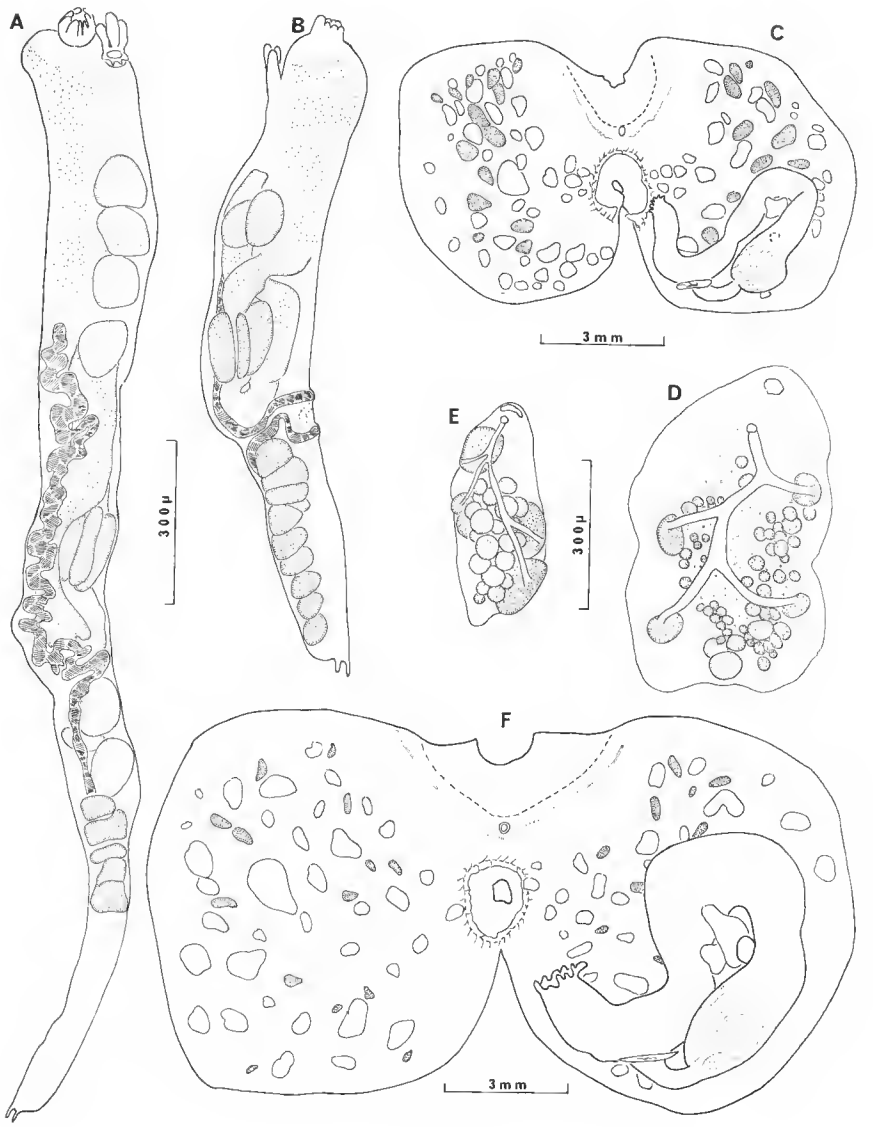


Fig. 1.

A-B — *Sidnyum radicosum* n. sp., deux zoïdes.
C-F — *Polycarpa fibrosa* : C et D, exemplaire ouvert et détail des gonades (exemplaire de Norvège) ; E et F, exemplaire ouvert et détail des gonades (exemplaire du golfe du Maine).

La boucle digestive est très courte. L'estomac allongé porte quatre plis longitudinaux. Les gonades occupent tout le postabdomen. L'ovaire est situé immédiatement sous la boucle digestive, les testicules occupent tout le reste du postabdomen. Le spermiducte, visible sur l'ovaire et le tube digestif, est épais et sinueux, mais les boucles qu'il décrit peuvent être dues à la contraction. Des embryons sont incubés dans la cavité cloacale, mais ils sont immatures.

Remarques

Cette espèce se distingue de tous les *Sidnyum* arctiques par sa taille réduite (mais il peut s'agir de spécimens particulièrement petits) et surtout la disposition particulière des postabdomens dans des sortes de racines. *S. radicosum* n. sp. se rapproche par ce caractère des Polyclinidae profondes.

La présence de huit rangs de huit stigmates, d'un estomac à quatre plis et d'une languette trifide éloigne cette espèce de *S. crispus* (Huitfeld-Kaas, 1896) qui a également huit rangs de stigmates mais une languette simple, un estomac aréolé et une colonie en coussinet.

Polycarpa kornogi Glemarec et Monniot, 1966
(Fig. 2, A)

Cette espèce figure dans le chalutage par trois exemplaires. La plupart des caractères décrits pour les échantillons du golfe de Gascogne sont confirmés. L'aspect externe est très caractéristique avec les siphons nus et bien rapprochés. Nous devons signaler quelques différences de détail. Il y a un plus grand nombre de sinus entre les plis n°s 2 et 3 chez les exemplaires de Tromsø. On compte :

G.R. 2 **14** 4 **13** 4 **17** 6 **14** 4 E.

Le cæcum stomacal, court dans la description originale, n'a pas été revu ici. L'anus est denté et non à lobes inégaux. Il existe un court velum cloacal et une rangée de fins tentacules cloacaux situés à la base du velum. Les gonades sont de même type mais moins développées.

Polycarpa kornogi a donc une très large répartition sur les côtes d'Europe.

Polycarpa fibrosa (Stimpson, 1852)
(Fig. 1, C-F ; 4, C)

Nous avons comparé des spécimens trouvés devant Tromsø à des exemplaires provenant du golfe du Maine, USA, et nous avons constaté l'identité des deux formes. La synonymie des *Polycarpa* couverts de sédiment sur les côtes d'Europe est extrêmement complexe et impossible à débrouiller par la seule bibliographie. Les différences entre les espèces sont nettes mais la plupart portent sur la structure des gonades, des endocarpes et des tentacules cloacaux. Ces organes n'ont presque jamais été décrits. Il est possible et probable

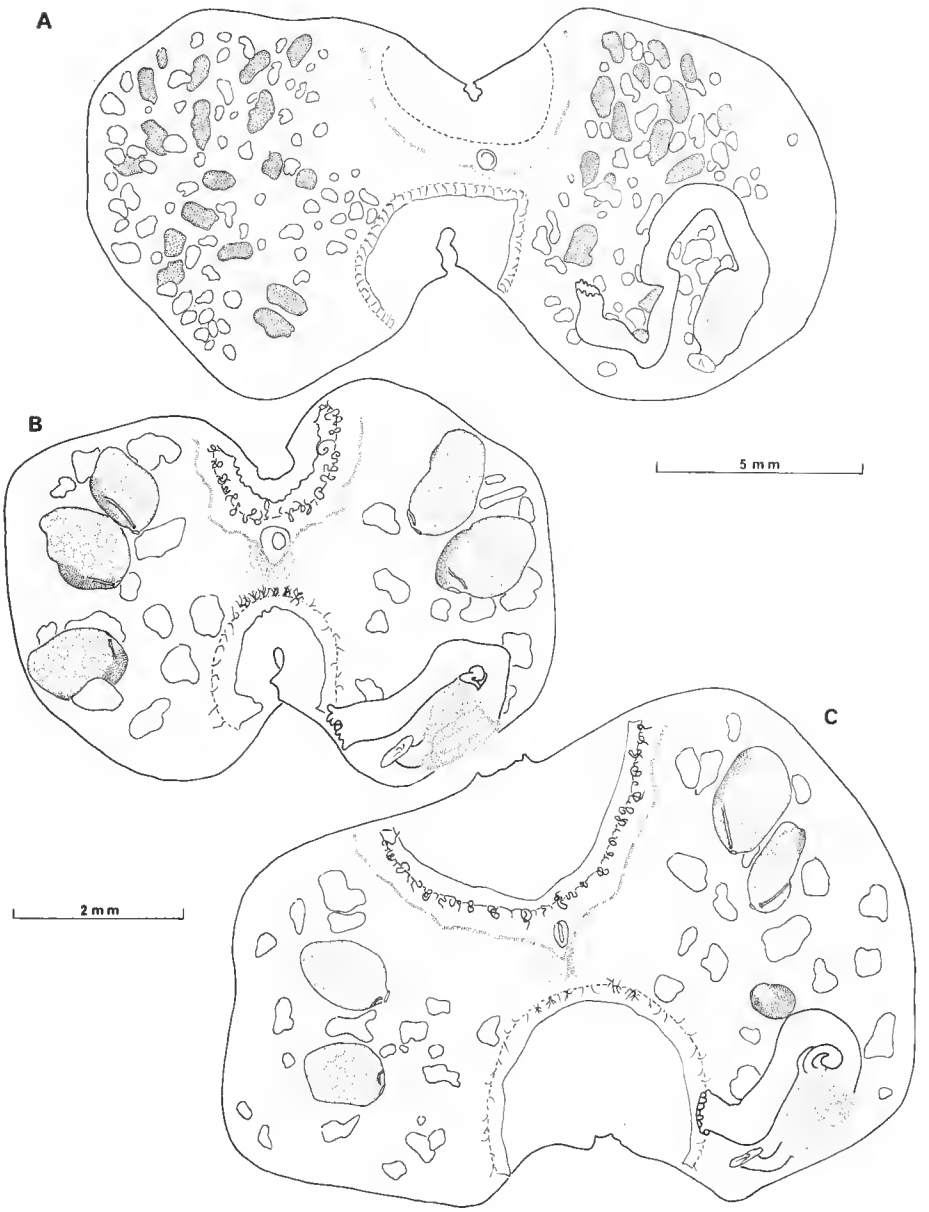


Fig. 2.

A — *Polycarpa kornogi*, exemplaire ouvert.
B-C — *Polycarpa porculus* n. sp., deux exemplaires ouverts

que *Polycarpa libera* Kiaer, 1893, corresponde exactement à cette espèce. La description de *P. comata* Alder, 1863, est beaucoup trop vague. *Polycarpa fibrosa* se distingue nettement de *P. comata* redécrit par Glemarec et Monniot, 1966, par la forme de l'estomac et la présence d'endocarpes dans la boucle intestinale. Il se distingue de *P. kornogi* présent dans cette station par le nombre de plis stomacaux, de polycarpes et d'endocarpes dans la boucle intestinale. Il diffère de *P. arnbackae* Monniot F., 1964, par la structure des polycarpes, la présence d'endocarpes dans la boucle intestinale et la forme des tentacules cloacaux.

P. fibrosa semble une espèce d'eau froide dont la répartition sur les côtes américaines est limitée au nord du cap Cod.

Polycarpa porculus n. sp.
(Fig. 2, B-C ; 4, B)

Une cinquantaine d'individus de 2 à 7 mm de diamètre.

La forme est ovoïde, les deux siphons saillants étant éloignés l'un de l'autre. La face dorsale est presque nue, en revanche toute la face ventrale est densément recouverte de sable. En dehors de la face dorsale, tout le corps est recouvert d'un chevelu de rhizoïdes dont la longueur est comparable au diamètre du corps et qui agglomère le sédiment. L'animal vit libre sur le fond. La tunique est épaisse mais molle. Il n'y a pas de granules pigmentaires entre la tunique et le manteau. Le manteau est assez épais et la musculature diffuse n'est pas très puissante. Les tentacules, de 25 à 35, disposés selon deux ou trois ordres, sont implantés à la base d'un velum court mais épais. Ils ont une forme très caractéristique en « queue de cochon », c'est-à-dire enroulés sur eux-mêmes. Le sillon péricoronal est éloigné du cercle de tentacules, il forme un V prononcé au niveau du tubercule vibratile. Ce dernier a une ouverture simple, allongée longitudinalement. La glande neurale est elle aussi allongée. Le raphé est lisse, épais et moyennement élevé.

La branchie est formée de quatre plis, les plis n°s 2 et 4 étant réduits, surtout le pli n° 2 qui ne fait plus du tout saillie dans la cavité branchiale. On compte de chaque côté :

R. 0 **7** 0 **3** 0 **6** 0 **5** 0 E.

Les mailles transversales, elles, contiennent entre les plis, cinq à huit stigmates peu allongés, souvent recoupés par un sinus parastigmatique. Il y a un grand espace entre le raphé et le premier pli à droite.

Le tube digestif (fig. 2, B-C) forme une boucle très courte. L'œsophage courbé débouche dans un estomac en olive marqué d'une douzaine de sillons nets. Le cæcum très grand possède une extrémité élargie. L'intestin se courbe juste à la sortie de l'estomac. Il se termine par un anus lobé.

Il y a deux ou trois polycarpes de chaque côté, formés d'un ovaire massif reposant sur un ou parfois deux testicules. L'oviducte est très court, le spermiducte vient s'ouvrir à proximité de la papille femelle.

Des endocarpes existent sur toute la surface du manteau. Le velum cloacal est net, on trouve à sa base un cercle de tentacules, ramifiés en buissons dans la partie antérieure du cercle et simples ailleurs.

Remarques

Cette espèce ne semble pas avoir de rapport avec les autres *Polycarpa* néritiques et sabulicoles de l'Atlantique Nord. Par la disposition de ses gonades en un seul rang, cette espèce se rapproche des *Polycarpa* profonds tel que *Polycarpa albatrossi*, mais cette dernière a des tentacules fins et reticulignes, des tentacules cloacaux non buissonnants et un endocarpe dans la boucle intestinale. Des tentacules coronaux de forme semblable, c'est-à-dire enroulés sur eux-mêmes, sont connus également chez l'espèce abyssale Ouest-Atlantique *P. delta*. La disposition des tentacules cloacaux se retrouve dans l'Atlantique chez les *Polycarpa* interstitiels : *P. arnbackae* et *P. pentarhiza* et dans le Pacifique Nord chez certains *Cnemidocarpa*. *C. heterotentaculata* et *C. monnioti*. Ärnbäck-Christie-Linde, 1922, décrit du Groenland et du Spitzberg un petit *Cnemidocarpa*, *C. cirrata*, qui possède un nombre de gonades égal à celui de notre espèce. La description est précise, il ne semble pas que ce soit notre espèce. Ärnbäck précise que les tentacules cloacaux sont disposés sur un rang ; elle n'aurait certainement pas omis de signaler leur caractère rameux ; cet auteur utilise les tentacules cloacaux dans les diagnoses des genres. Il est également précisé que *C. cirrata* présente des gonades un peu allongées avec six lobes mâles et un réseau de canaux sur la face interne. D'après la figure, le cæcum gastrique est rudimentaire.

Molgula herdmani Bjerkan, 1905
(Fig. 3, A ; 4, D)

Molgula herdmani Bjerkan, 1905 : 5, pl. 1, fig. 1-6 ; Hartmeyer, 1923 : 45 ; Ärnback-Christie-Linde, 1928 : 40, pl. 3, fig. 41-45 ; Millar, 1966 : 104, fig. 73.

Nous n'avons trouvé qu'un seul exemplaire de cette espèce qui a été fort bien décrite par les auteurs précédents. Le caractère le plus marquant est la forme particulière des tentacules (fig. 4, D) et le nombre et la longueur des petits tentacules simples situés entre les plus grands et très bien figurés par Bjerkan.

Cette espèce qui semble très rare est incubatrice. Les œufs sont tous à des stades très précoces et il n'a pas été possible de déterminer si les larves sont anoures ou urodèles.

Molgula vara n. sp.
(Fig. 3, B-C)

Cette espèce avait déjà été récoltée en 1973 avec un exemplaire de 7 mm, au cours d'une campagne de la « Thalassa » à la station Z 417.

Cette petite espèce vit libre dans le sédiment. Elle a une forme ovoïde. La tunique est molle, transparente et vêtue en partie seulement de sable, si bien que l'on devine la morphologie par transparence. L'allure est celle d'une *Eugyra*. Le sable est soit directement collé sur la tunique, soit maintenu par des rhizoïdes disposés sur toute la surface du corps. Les siphons sont peu saillants et difficiles à distinguer. Le manteau est fin et transparent.

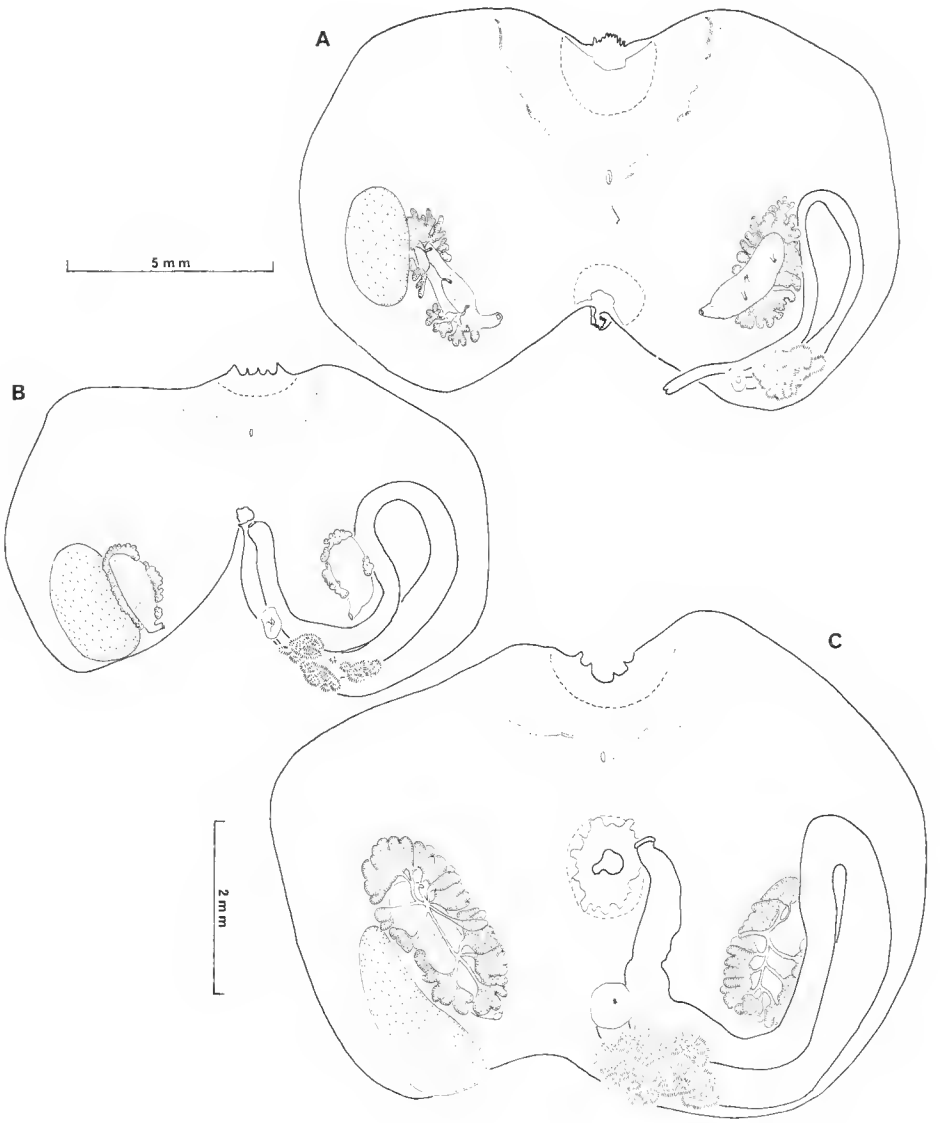


Fig. 3.

A — *Molgula herdmani*, exemplaire ouvert.
B C — *Molgula vara* n. sp. : B, exemplaire de la « Thalassa » ; C, exemplaire de Norbi.

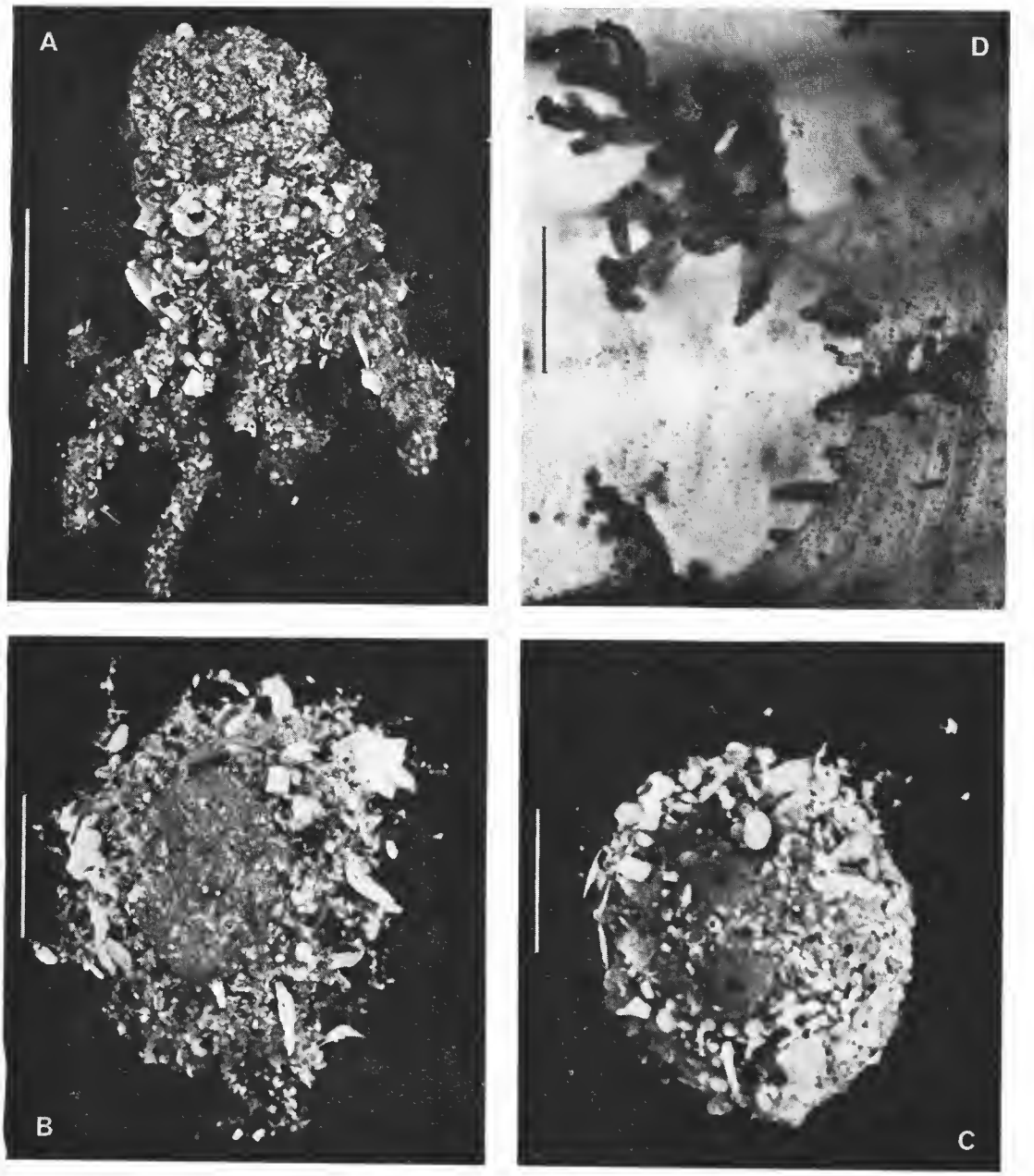


Fig. 4.

A — *Sidnyum radicosum* n. sp. (échelle = 5 mm).
B — *Polycarpa porculus* n. sp. (échelle = 4 mm).
C — *Polycarpa fibrosa* (échelle = 2,6 mm).
D — *Molgula herdmani* (échelle = 125 µm).

La musculature est constituée de fibres radiaires partant des siphons (une quinzaine du siphon buccal et vingt du siphon cloacal) et d'un champ de fibres transverses entre les deux siphons.

On compte une quinzaine de tentacules longs, fins, disposés en trois ordres de tailles très différentes qui portent deux ordres de ramifications ; le sillon péricoronal est éloigné du cercle de tentacules et forme un V profond au fond duquel s'ouvre un tubercule vibratile, simple fente sur un bouton saillant. Le raphé lisse, peu élevé, se raccorde aux plis gauches.

La branchie est fine. On compte chez un exemplaire de Norbi :

G.R.	0	**5**	0	**6**	0	**6**	0	**6**	0	**6**	0	**6**	0	**4**	0	E.
D.R.	0	**1**	0	**5**	0	**6**	0	**6**	0	**6**	0	**6**	0	**4**	0	E.

L'exemplaire de la « Thalassa » possède sept sinus par pli. Le sinus isolé à droite représente bien un pli car il recouvre une rangée d'infundibula analogue à celles qui se trouvent sous le premier pli gauche. Les stigmates sont très allongés chez les exemplaires de Norbi. Ils peuvent même, chez certains spécimens, être indivis. Dans d'autres cas ils sont découpés en stigmates normaux. Les infundibula ne pénètrent que peu dans les plis.

Le tube digestif (fig. 3, B-C) forme une boucle longue fermée. L'œsophage débouche dans un estomac un peu élargi, recouvert d'une glande hépatique plus ou moins divisée. L'anus a un bord lisse. Les gonades (fig. 3, B-C) sont formées d'un ovaire central entouré de lobes testiculaires. L'oviducte court s'ouvre postérieurement. Les spermiductes s'unissent pour former une seule papille située au centre de l'ovaire. Le rein est un peu allongé. Le velum cloacal a un bord irrégulier.

Remarques

L'asymétrie branchiale caractéristique de cette espèce l'isole de toutes les autres *Molgula* de l'Atlantique Nord. Cette espèce très discrète semble avoir une aire de répartition assez importante.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ärnbäck-Christie-Linde, A., 1922. — Northern and Arctic invertebrates in the collection of the Swedish State Museum (Riksmuseum). VIII — Tunicata, I Styelidae and Polyzoidae. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.*, Stockholm, **63** (2) : 1-62.

— 1928. — Northern and Arctic invertebrates in the collection of the Swedish State Museum IX Tunicata, 3 Molgulidae and Pyuridae. *Idem*, sér. 3, **4** (9) : 1-101.

Beniaminson, T. S., 1971. — New species of Ascidians from the Possjet Bay of the sea of Japan. *Issled. Fauny Moreĭ*, **8** : 295-300.

Bjerkan, P., 1905. — Ascidien von dem norwegischen Fischerdampfer « Michael Sars » in den Jahren 1900-1904 gesammelt. *Bergens Mus. Arb.*, **2** (5) : 1-30.

Dahl, E., L. Laubier, M. Sibuet et J. O. Strömberg, 1977. — Some quantitative results on benthic communities of the deep Norwegian sea. *Astarte*, **9** : 61-79.

Glemarec, M., et C. Monniot, 1966. — Répartition des ascidies des fonds meubles de la côte Sud de Bretagne. *Cah. Biol. mar.*, **7** : 343-366.

Hartmeyer, R., 1923. — Ascidiacea. Part 1 : Zugleich eine übersicht über die arktische und boreale Ascidienfauna auf Tiergeographischer Grundlage. Danish Ingolf Exp., **2** (6) : 1-368.

Huitfeldt-Kaas, H., 1896. — Synascidiae. Norske Nordhavs Exp., **7** (3) nº 23 : 1-27.

Millar, R. H., 1966. — Tunicata. Ascidiacea. *In* : Marine Invertebrates of Scandinavia. **1** : 1-123.

Monniot, C., et F. Monniot, 1968. — Les ascidies de grande profondeur récoltées par le navire océanographique américain « Atlantis II ». *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **67** (1379) : 1-48.

Monniot, C., et F. Monniot, 1973. — Ascidies abyssales récoltées au cours de la campagne océanographique Biaçores par le « Jean Charcot ». *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 121, Zool. 93 : 389-475.

Monniot, F., 1964. — *Polycarpa arnbackae* n. sp. Styelidae interstitielle des sables coquilliers de la côte Ouest de Suède. *Cah. Biol. mar.*, **5** : 27-31.

— 1965. — Ascidies interstitielles des côtes d'Europe. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, A, **35** : 1-154.

— 1978. — Faunal affinities among abyssal Atlantic basins : Tunicata. *In* : Kristineberg centenary symposium (*sous presse*).

Müller, O. F., 1776. — *Zoologiae Danicae Prodromus*. Havniae.

Oka, A., 1913. — Zur kenntnis der zwei aberranten Ascidiengattungen *Dicopia* Sluit. und *Hexacrobylus* Sluit. *Zool. Anz.*, **43** : 1-10.

Stimpson, W., 1852. — Several new Ascidians from the coast of the United States. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, **4** : 228-232.

Van Name, W. G., 1912. — Simple Ascidians of the coasts of New England and neighboring British Provinces. *Idem*, **34** : 439-619.

Manuscrit déposé le 7 mars 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section A, n° 3 : 575-583.

Deux nouveaux Dorid'sns (Mollusca, Nudibranchiata) de la côte nord d'Espagne

par Jesús Angel Ortea *

Résumé. — Description de la morphologie, de l'anatomie interne et de la ponte de *Discoris rosi* et *Carminodoris boucheti* n. sp., accompagnée d'une discussion de leur position systématique.

Abstract. — Description of the morphology, internal anatomy and eggs capsule of *Discoris rosi* and *Carminodoris boucheti* n. sp., followed by a discussion of their taxonomic position.

Depuis 1975, nous nous sommes attaché à l'étude des Mollusques littoraux de la côte des Asturies, par des récoltes à marée basse et en plongée (Ortea, 1977). Outre des récoltes intéressantes au plan de la biogéographie nous avons observé plusieurs Nudibranches qui n'ont apparemment pas été décrits. Ce sont ces animaux que nous décrivons ici.

Je remercie les Drs M. Edmunds et P. Bouchet pour leurs conseils et la révision du manuscrit, ainsi que le Dr J. L. Martinez Alvarez pour son aide au cours de l'étude anatomique.

Discodoris rosi n. sp.

Matériel : Oviñnana (43°30N ; 06°15W : localité-type), Asturies, Espagne ; dans la zone des marées, cuvette à *Gigartina stellata*, sous les pierres et dans une grotte préoralligène : 4 exemplaires ; Ribadesella (43°26N ; 05°05W), 1 m de profondeur à basse mer, parmi les algues : un exemplaire ; Concha de Artedo (43°30N ; 06°14W) : un exemplaire.

Morphologie externe (fig. 1)

Le plus grand individu mesure 16 mm de long, pour une largeur de 9 mm ; l'animal choisi comme holotype atteint 8,75 mm et une largeur de 3,25 mm. La forme générale du corps est celle de tous les Dorididae ; sur l'animal en extension le pied dépasse en arrière du manteau. La couleur est orange ou rouge orangé ; le manteau est orné de nombreuses petites régions cernées de blanc opaque, distribuées de façon anarchique et variable selon les individus (fig. 2). La surface du manteau est d'aspect villeux, couverte de petites papilles digitiformes se dressant au milieu d'un bouquet de spicules. Parfois, le pigment blanc cerne une seule papille. Sur la face inférieure du manteau on peut voir par transparence

* *Département de Zoologie, Université d'Oviedo, Espagne.*

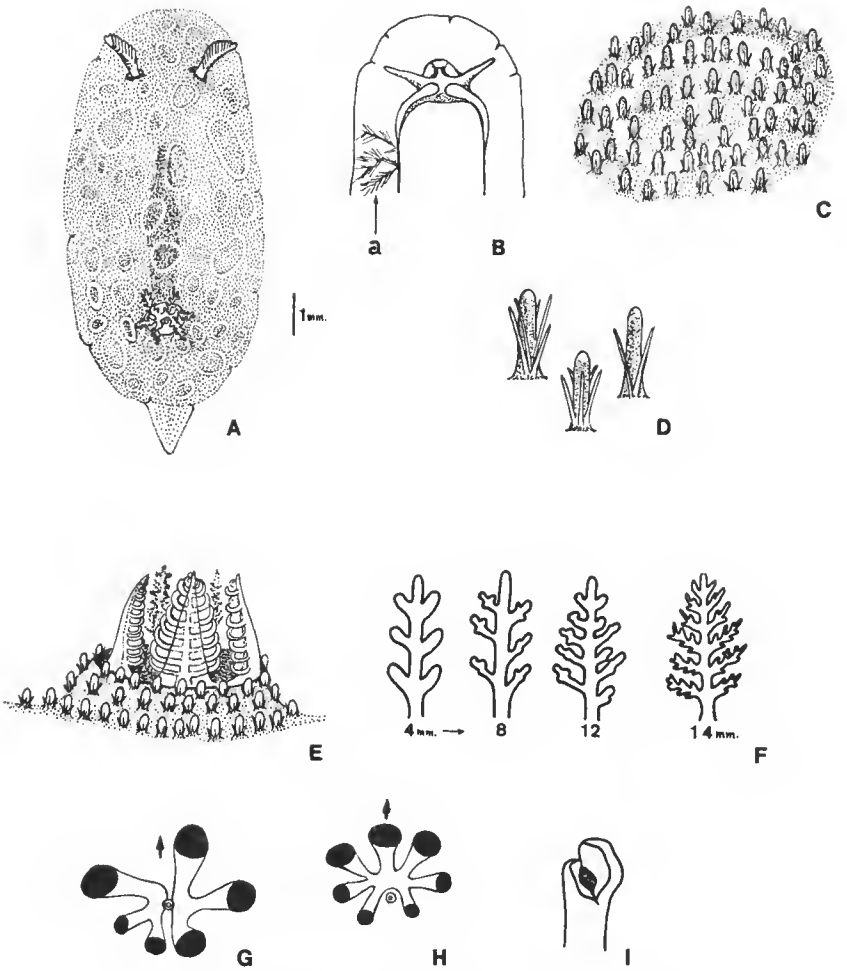


Fig. 1. — *Discodoris rosi*. A, vue dorsale de l'animal (paratype de 12 mm) ; B, vue ventrale antérieure de l'animal vivant (a = spicules) ; C, détail du manteau ; D, tubercules du manteau ; E, branchie et orifice branchial ; F, variation des feuillets branchiaux avec la taille ; G, H, schémas des appareils branchiaux des exemplaires de plus grande taille (les cercles noirs sont proportionnels à la taille des feuillets branchiaux, la flèche indique l'avant de l'animal) ; I, anus et valve anale.

des groupements de spicules orientés perpendiculairement au bord de l'animal ; dorsalement il y a aussi de nombreux spicules orientés selon l'axe transversal du corps.

Les rhinophores sont typiques des Doridae ; ils portent 15 lamelles chez l'animal de 14 mm, 12 chez l'holotype de 8 mm et seulement 10 chez un juvénile de 4 mm. Les papilles qui entourent l'orifice rhinophorien sont semblables à celles du reste du manteau et forment une gaine rhinophorienne légèrement relevée.

Chez tous les exemplaires, il y a six ou sept branchies unipinnées ou bipinnées qui

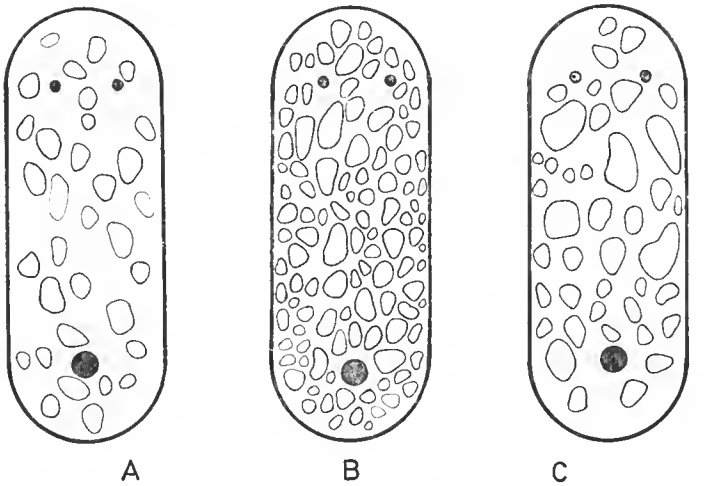


Fig. 2. — *Discodoris rosi*. Distribution dans trois exemplaires des zones cerclées de blanc.

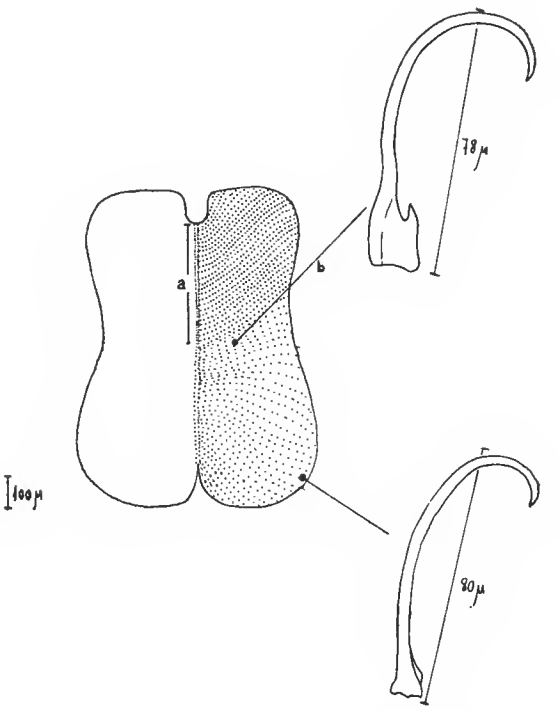


Fig. 3. — *Discodoris rosi*. Radula et dents de la radula, a : zone colorée en orange.

1, 2

ont le rachis dilaté extérieurement en forme de triangle isocèle. Le bord de l'orifice branchial est semblable à celui des orifices rhinophoriens. L'ensemble branchie-anus possède dans l'holotype une particularité remarquable : il s'agit d'une valve apparemment liée au rachis d'une branchie ; cette valve couvre et protège l'anus quand les branchies sont partiellement rétractées et disparaît dans les branchies lorsqu'elles sont étalées. Cette valve n'a pas été observée sur le juvénile de 4 mm ni dans l'adulte de 14 mm. Chez ces derniers, l'orifice branchial se ferme normalement, comme chez les autres Dorididae, lorsque les branchies sont rétractées. Peut-être sur l'holotype s'agit-il d'une malformation ? Sur un paratype de 12 mm, cette valve anale semble également présente mais ce caractère n'a été observé que sur l'animal fixé.

Le pied, un peu plus clair que le reste de l'animal, est fendu en avant et dépasse en arrière du manteau. Les palpes sont bien nettement digitiformes.

Anatomie

La cuticule labiale porte une zone de petits bâtonnets grossièrement alignés.

Le ruban radulaire (fig. 3) est orangé dans sa moitié antérieure. Les dents, mesurant en moyenne 0,08 mm, sont toutes unicuspidées ; les dents situées plus près du rachis ont une base plus élargie, pourvue d'une apophyse obtuse ; cet épaississement de la base, ainsi que l'apophyse ont une importance de plus en plus faible lorsqu'on va vers le bord du rang et sont pratiquement inexistants sur les dents les plus latérales. Les dents sont fines

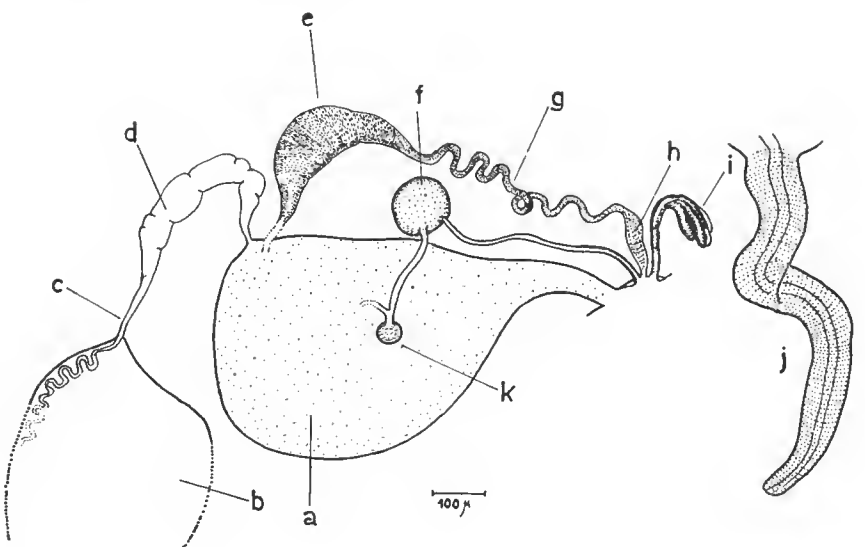


Fig. 4. — *Discodoris rosi*, appareil génital.
a, glandes femelles ; b, glande hermaphrodite ; c, canal hermaphrodite ; d, ampoule ; e, prostate ; f, bourse copulatrice ; g, vas deferens ; h, partie dévaginable du vas deferens ; i, glande vestibulaire ; j, pénis ; k, réceptacle séminal.

et quelque peu entremêlées, ce qui les rend difficiles à compter. La formule radulaire peut être estimée à 100 × (125-145) — 0 — (125-145).

L'appareil génital est représenté figure 4. Il est caractérisé par la présence d'une glande vestibulaire, d'un pénis inerme et de réservoirs spermatiques construits sur le type sérié.

Il existe une bande de pigment violet, visible par transparence sur les exemplaires de coloration orange moins intense, placée sous le tégument contre le sac viscéral, entre les rhinophores et la région branchiale.

Biologie

Discodoris rosi maintenu en élevage en aquarium a pondu en juillet. Dans la nature la ponte a été observée sur les algues *Bryopsis* et dans les grottes précoralligènes. Un animal de 14 mm a déposé environ 6 000 œufs de couleur rouge orange, d'un diamètre de 0,1 mm environ, dans une ponte mesurant 3 mm de diamètre et 1 mm de haut, et comprenant 3 tours de spire. A 20°C l'éclosion a eu lieu au bout de 8 jours ; les véligères ont une coquille larvaire de 0,09 mm environ et se métamorphosent quelques heures plus tard.

Discussion

Par ses caractères morphologiques et la couleur de l'animal vivant, *Discodoris rosi* ne peut être identifié à aucun autre Dorididae de l'Atlantique Nord. Il semble pourtant qu'une aquarelle en couleur, publiée sans description par Gantes (1958), représente cette espèce : même couleur orange, mêmes régions bordées de blanc opaque. Cela étendrait donc au Maroc (côte atlantique) la distribution de l'espèce nouvelle.

Les caractères anatomiques de la présente espèce permettent avec une bonne certitude de la classer dans le genre *Discodoris*, bien que les espèces du genre ne possèdent pas toutes une glande vestibulaire.

Dans l'Atlantique Nord-Est, sept autres espèces littorales ont été attribuées au genre *Discodoris*. Ce sont *D. cavernae* Starmühlner, 1955, *erubescens* Bergh 1884, *indecora* Bergh, 1881, *maculosa* Bergh, 1884, *muta* Bergh, 1877, *planata* (Alder & Hancock, 1846), *tema* Edmunds, 1968, *tristis* Bergh, 1899. Il faut y rajouter *D. edwardsi* Vayssière, 1902, dragué par 2 100 m au large du Maroc. De plus, des *Discodoris* sp. ont été mentionnés du Sénégal et des îles du Cap-Vert par Pruvot-Fol (1953) et Eliot (1906).

L'espèce est dédiée au Dr J. Ros, de l'Université de Barcelone, qui m'a fait souvent profiter de son aide désintéressée.

L'holotype est déposé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, avec une diapositive en couleur de l'animal vivant. Ce qui reste de la série paratypique est conservé au département de Zoologie de l'Université d'Oviedo, n° P0100-P0105.

Carminodoris boucheti n. sp.

Matériel : Concha de Artedo (43°30N ; 06°14W), Asturies, Espagne ; dans la zone des marées, grattage de l'éponge *Hymeniacidon sanguinea* dans une grotte semi-éclairée, juillet 1977 : 2 exemplaires.

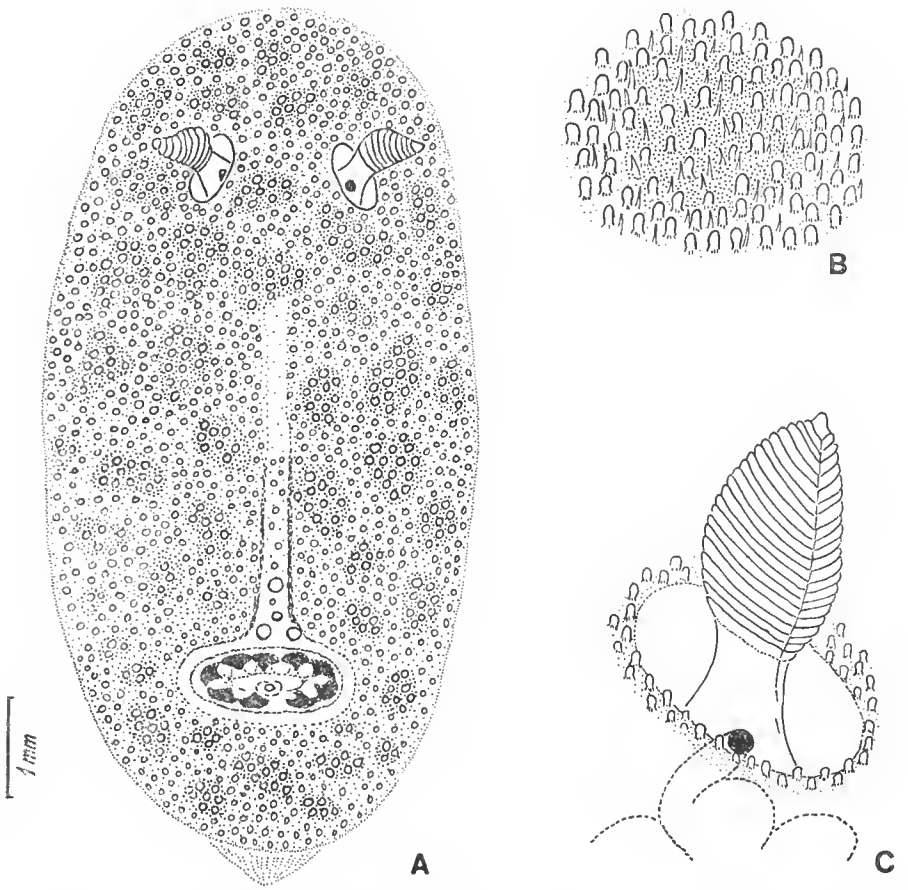


Fig. 5. — *Carminodoris boucheti*. A, animal en vue dorsale ; B, détail du manteau ; C, rhinophore et orifice rhinophorien.

Morphologie externe (fig. 5)

Les deux exemplaires mesuraient 8 mm de long pour une largeur de 4 mm. Nous avons sélectionné comme holotype l'animal le plus vivement coloré. La surface du manteau est un peu rugueuse, avec de petites papilles légèrement globuleuses. La couleur d'ensemble du corps est rose orange ou rouge orange, avec zones plus intenses. L'orifice branchial est cerné d'un anneau de pigment blanc qui se continue dorsalement sous forme d'une bande médiane de pigment blanc rosé qui s'atténue vers la tête. Dans son tiers postérieur la bande est flanquée de pigment violet. Il y a aussi de petites taches blanches dispersées sur le manteau, dues à la pigmentation de quelques papilles. Juste devant l'orifice branchial, dans la bande de pigment blanc, se trouvent trois ou quatre papilles de plus grande taille ; il n'existe aucun lobe branchial.

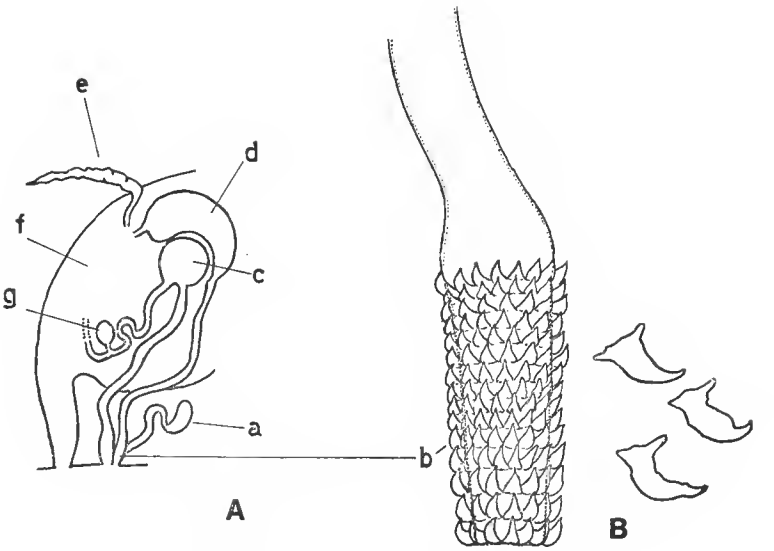


Fig. 6. — *Carminodoris boucheti.*

A : appareil génital, a, glande vestibulaire ; b, glans penis ; c, bourse copulatrice ; d, prostate ; e, ampoule ; f, glandes femelles ; g, réceptacle séminal. B : pénis et épines péniales.

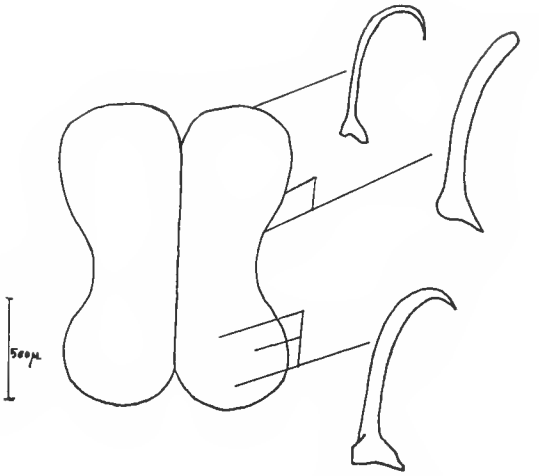


Fig. 7. — *Carminodoris boucheti.* Radula et dents radulaires.

Les branchies sont tripinnées, pigmentées d'un violet pourpre. On en dénombre 6 dans le paratype et 8 dans l'holotype. Au centre, l'orifice branchial est allongé transversalement. Les rhinophores globuleux portent des lamelles très serrées, 21 chez l'holotype, qui ne laissent pas voir le rachis. Ils portent à la base les yeux, visibles à travers l'orifice rhinophorien. Ce dernier est très grand et sans gaine. Le pied orange, plus long que le manteau et presque aussi large, est légèrement fendu en avant. Les palpes sont digitiformes.

Sur la face inférieure du manteau on peut voir par transparence des groupements de spicules ; dorsalement il y a des spicules très petits, disposés perpendiculairement au corps mais sans former de faisceaux.

Anatomie

La cuticule labiale sombre porte des rangs de bâtonnets en forme de cure-dents. La radula est constituée de dents nombreuses, crochues, toutes semblables, à l'exception des 2 à 4 marginales, plus obtuses (fig. 7). La formule radulaire s'écrit : 76 × (95-110) — 0 — (95-110).

L'appareil génital est représenté par la figure 6. Il se caractérise par la présence d'une prostate différenciée et de la glande vestibulaire. La prostate est volumineuse et « embrasse » la spermathèque. Le pénis est armé de 15 rangs d'épines. Nous n'avons pas observé d'armature génitale femelle.

Discussion

Par sa couleur, *Carminodoris boucheti* ne peut être identifié à aucune des espèces décrites de l'Atlantique Nord. Par son armature génitale, les caractères de sa radula et de sa cuticule labiale, l'espèce rentre dans le genre *Carminodoris* Bergh, 1888. Ce genre n'était jusque-là représenté que par des espèces indo-pacifiques.

Comme Bouchet l'a souligné (1977 : 35), les genres *Carminodoris* et *Platydoris* Bergh, 1877, sont très proches, et le premier se distingue du second seulement par la présence d'une cuticule labiale à bâtonnets. Il y a autour du genre *Platydoris* plusieurs genres obscurs et mal définis dont il serait intéressant de préciser les rapports.

L'espèce est dédiée au Dr P. Bouchet du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

L'holotype est déposé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Ce qui reste du paratype est conservé au département de Zoologie de l'Université d'Oviedo, P0106-P0107.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bouchet, P., 1977. — Opisthobranches de profondeur de l'océan Atlantique : II — Notaspidea et Nudibranchiata. *J. moll. Stud.*, **43** : 28-66.

Eliot, C., 1906. — Report upon a collection of Nudibranchiata from the Cape Verde Islands, with notes by C. Crossland. *Proc. malac. Soc. Lond.*, **7** (3) : 131-159, pl. 14.

GANTES, H., 1958. — (Sans titre.) *Trav. Inst. scient. chérif. série zool.*, 21 : pl. 1-2.

ORTEA, J., 1977. — Molluscos marinos Gasteropodos y Bivalvos del litoral asturiano entre Ribadesella y Ribadeo. Tesis, Univ. de Oviedo, 581 p. (inédit).

PRUVOT-FOL, A., 1953. — Étude de quelques Opisthobranches de la côte Atlantique du Maroc et du Sénégal. *Trav. Inst. scient. chérif.*, **5** : 1-95, pl. 1-3.

Manuscrit déposé le 20 juin 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section A, nº 3 : 585-596.

Trois Nématodes parasites de Poissons en Malaisie

par Annie J. Petter*

Résumé. — Trois espèces de Nématodes récoltées chez des Poissons en Malaisie sont étudiées : *Campanarougetia malayensis* n. sp., parasite de *Fluta alba* ; l'espèce se distingue principalement de l'unique autre espèce du genre, *C. campanarougetae* Le-Van-Hoa et Pham-Ngoc-Khue, 1967, par la présence d'un appendice digitiforme à l'extrémité de la queue. *Spinitectus malayensis* n. sp. parasite de *Glyptothorax major* ; l'espèce est très proche de plusieurs espèces décrites aux Indes, mais une identification avec l'une ou l'autre de ces espèces est impossible jusqu'à ce qu'une révision générale des espèces indiennes ait été réalisée. *Prospinitectus mollis* (Mamaev, 1968), n. g., n. comb., récoltée chez *Euthynnus affinis* ; un nouveau genre est créé pour cette espèce en raison de l'absence de pharynx et d'une structure apicale différente de celle des autres *Spinitectus*. L'espèce *Spinitectus palawanensis* Schmidt et Kuntz, 1968, est mise en synonymie avec *Prospinitectus mollis*.

Abstract. — *On three nematode parasites of fishes in Malaysia.* — *Campanarougetia malayensis* n. sp., from *Fluta alba*, is described. It differs from the unique species described in the genus, *C. campanarougetae* Le-Van-Hoa and Pham-Ngok-Khue, 1967, in possessing a digitiform appendage at the extremity of the tail. *Spinitectus malayensis* n. sp., from *Glyptothorax major* closely resembles some Indian species, but cannot be identified as one of them till a general revision of the Indian species is done. *Prospinitectus mollis* (Mamaev, 1968), n. g., n. comb., from *Euthynnus affinis* is redescribed. *Prospinitectus* n. g. differs from *Spinitectus* in the absence of a pharynx and in the cephalic structure. *Spinitectus palawanensis* Schmidt and Kuntz, 1968, is synonymised with *Prospinitectus mollis*.

Dans une note précédente (1978), nous décrivions quelques Camallanidae récoltés au cours de missions effectuées à Kuala-Lumpur (Malaisie) par M. C. Durette-Desset et J. C. Quentin en 1973 et O. Bain et F. Petter en 1976.

Nous envisageons dans cet article des espèces appartenant à d'autres groupes.

I. **Campanarougetia malayensis** n. sp.
(Fig. 1 et 2)

Matériel-type : 1 ♂ et 6 ♀ (MNHN KL 131).
Hôte : *Fluta alba* (Zuiew) (Synbranchidae, Synbranchiformes).
Localisation : Intestin.
Lieu de récolte : Ulu Gombak FR Selangor, Malaisie. (J. C. Quentin coll., 26-XII-1973.)

* *Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05.*

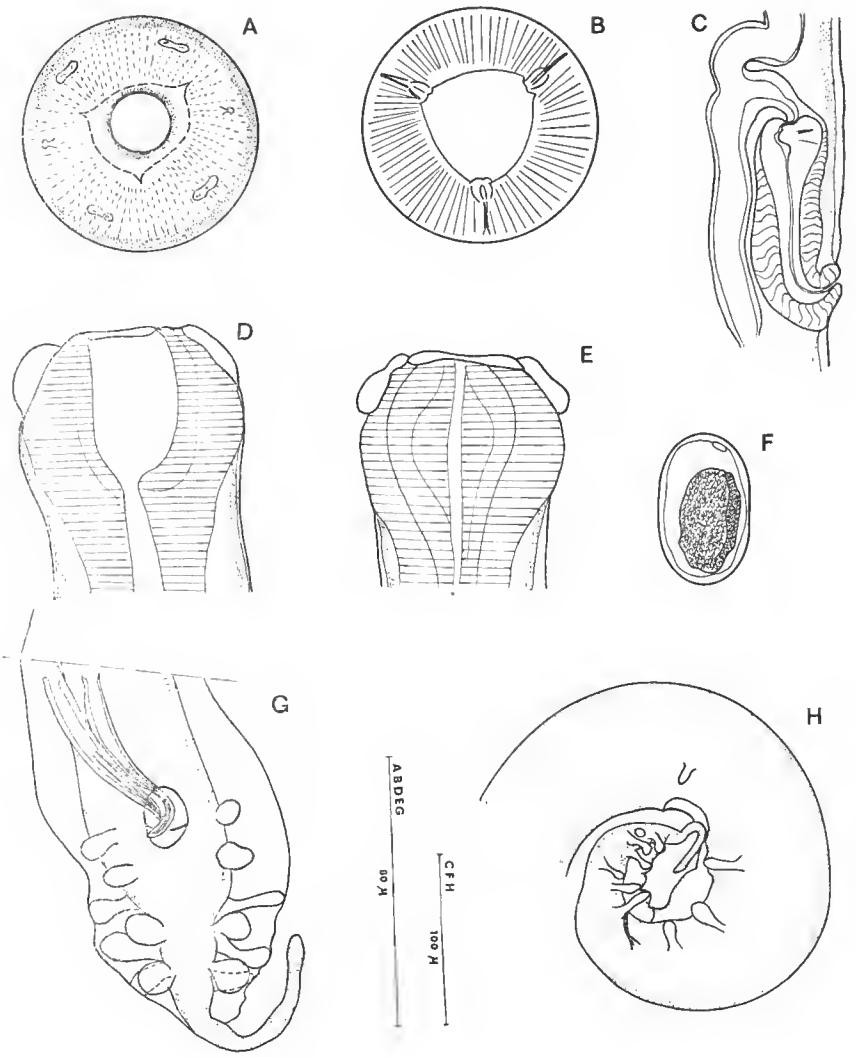


Fig. 1. — *Campanarougetia malayensis* n. sp. A, vue apicale ; B, coupe optique au niveau de la pseudo-cavité buccale ; C, vulve et ovéjecteur ; D, extrémité antérieure, vue latérale ; E, extrémité antérieure, vue médiane ; F, œuf ; G, mâle, extrémité caudale, vue ventrale ; H, mâle, extrémité caudale, vue latérale.

Description

Nématodes petits et fins, enflés à l'extrémité antérieure et munis d'étroites ailes latérales (10 µm de large au niveau de l'œsophage), qui s'amincissent progressivement vers l'extré-

mité postérieure et disparaissent à environ 500 µm de la pointe caudale chez les femelles.

Bouche circulaire limitée par une membrane transparente ; quatre papilles submédianes doubles et deux petites amphides.

Sur tous les spécimens que nous avons examinés, la cuticule est détachée de la paroi du corps à l'extrémité antérieure pour former une petite vésicule ; n'ayant en notre possession que des spécimens fixés, nous n'avons pu déterminer s'il s'agissait d'un artefact.

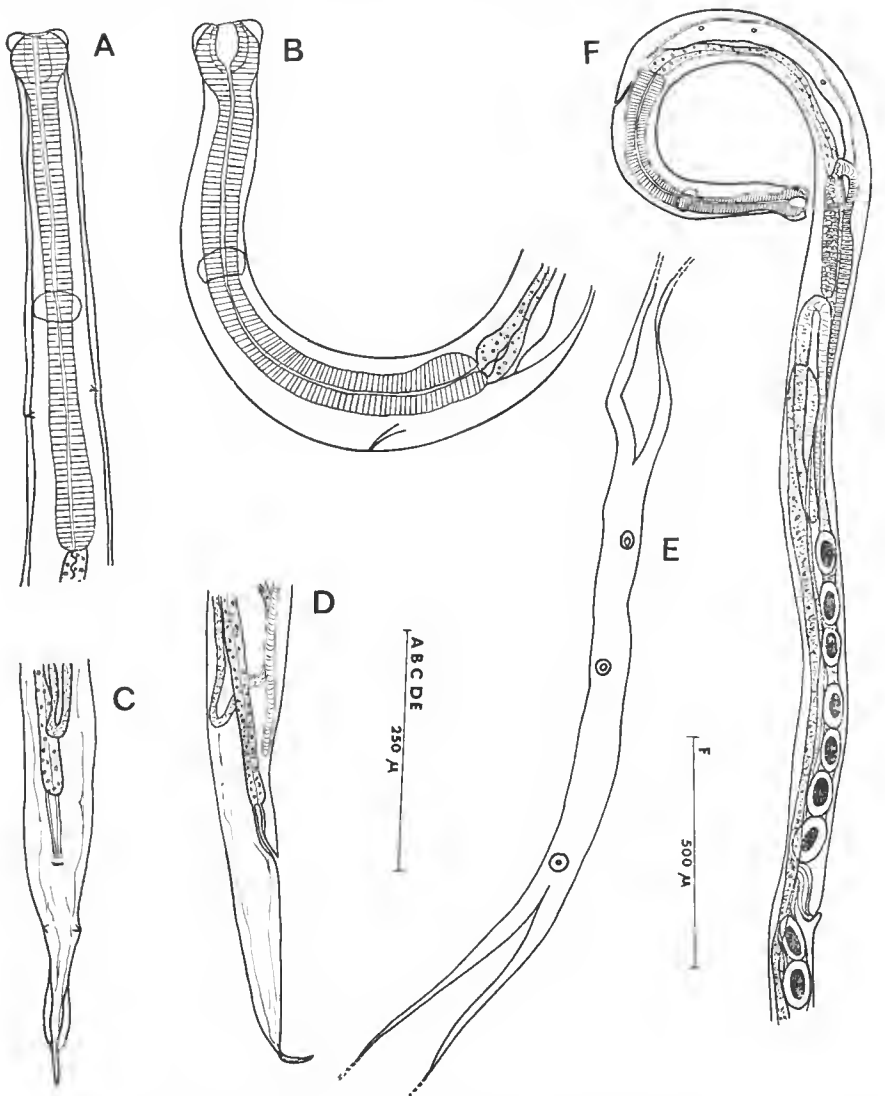


Fig. 2. — *Campanarougetia malayensis* n. sp. A, femelle, région antérieure, vue médiane ; B, femelle, région antérieure, vue latérale ; C, femelle, extrémité postérieure, vue ventrale ; D, femelle, extrémité postérieure, vue latérale ; E, glande excrétrice ; F, femelle, portion antérieure, vue latérale.

Œsophage simple, évasé en ampoule à son extrémité antérieure ; la lumière œsophagienne s'élargit dans cette région pour former une pseudo-cavité buccale à section triangulaire. Petites deirides situées environ au tiers postérieur de l'œsophage.

On observe au niveau de l'intestin antérieur une glande excrétrice ventrale allongée, munie de trois noyaux, qui se prolonge en deux cornes à chacune de ses extrémités.

L'extrémité postérieure se termine dans les deux sexes par un appendice digitiforme.

Femelle

La vulve, à lèvre inférieure saillante, est postérieure au milieu du corps ; l'appareil génital comprend un court vagin musculeux (long de 130 µm), dirigé antérieurement, une trompe très courte (longue de 40 µm), qui se divise en deux utérus opposés ; chaque utérus contient un petit nombre de gros œufs disposés en une seule file.

La queue est munie dans sa moitié postérieure de petites ailes caudales ; elle se termine par un appendice digitiforme de 30 µm de long ; les phasmides sont bien visibles.

Mâle

Nous n'avons pu étudier qu'un seul mâle dont l'extrémité postérieure était enroulée en spirale serrée, si bien que certains détails de la région immédiatement antérieure au cloaque n'ont pu être observés.

La queue est munie d'une ventouse précloacale, d'ailes caudales larges, et se termine par un appendice digitiforme long de 55 µm. Il existe 6 paires de papilles postcloacales et une paire ad-cloacale disposées comme l'indique la figure 1, G (4 paires sub-ventrales et trois paires latérales) ; il semble qu'il existe 4 paires de papilles précloacales (2 paires situées de part et d'autre de la ventouse et 2 paires entre le cloaque et la ventouse) ; nous n'avons pu vérifier s'il existait une papille précloacale impaire.

Les spicules, égaux, sont de petite taille et peu chitinisés ; nous n'avons pu vérifier s'il existait un gubernaculum.

Mensurations : Femelle longue de 4,3 mm : larg. maximum 110 µm ; œsophage 600 µm; anneau nerveux, deirides, pore excréteur et vulve situés respectivement à 250 µm, 360 µm, 500 µm et 2,7 mm de l'extrémité antérieure ; queue 230 µm (y compris l'appendice terminal de 30 µm) ; œufs 90 µm/50 µm. — Mâle long de 3,9 mm : larg. maximum 100 µm ; œsophage 600 µm ; anneau nerveux, deirides et pore excréteur situés respectivement à 220 µm, 350 µm et 400 µm de l'extrémité antérieure ; queue 110 µm (y compris l'appendice terminal de 55 µm) ; ventouse à 130 µm en avant du cloaque ; spicules 60 µm.

Discussion

L'espèce présente tous les caractères du genre *Campanarougetia* Le-Van-Hoa et Pham-Ngok-Khue, 1967 ; ce genre, particulièrement intéressant parce qu'il fait le lien entre Seuratidae et Cucullanidae, n'était connu jusqu'à présent que par une seule espèce, *C. campanarougetae*, parasite d'Anguille au Viêt-Nam.

Notre espèce diffère de *C. campanarougetae* par la présence d'un appendice digitiforme à l'extrémité de la queue ; de plus, les spicules sont beaucoup plus courts et la dilatation antérieure de l'œsophage plus courte et plus globuleuse.

L'espèce est donc nouvelle et nous la nommons *C. malayensis* n. sp.

II. **Spinitectus malayensis** n. sp.
(Fig. 3)

Matériel-type : Une dizaine de 4e stades [1] ou de juvéniles mâles et femelles (MNHN KL 96).
Hôte : *Glyptothorax major* (Boulenger) (Bagridae, Siluriformes).
Localisation : Intestin.
Lieu de récolte : Marché de Kuala Lumpur, Malaisie. (J. C. Quentin coll., 21-XII-1973.)

Description

Les mâles mesurent de 1,9 à 2,7 mm, les femelles de 2,1 à 2,5 mm.

Structures apicales

Ouverture buccale munie de 2 pseudo-lèvres latérales dépourvues de dents, à bord antérieur élargi ; 4 papilles sub-médianes et 2 amphides situées sur les pseudo-lèvres.

Le pharynx à section circulaire s'évase antérieurement en une capsule buccale à section ovalaire à grand axe dorso-ventral.

Ornementation cuticulaire

Le premier anneau d'épines est situé en dessous de l'extrémité du pharynx, à environ 50 µm de l'extrémité antérieure ; sur la plupart des spécimens, les deux premiers anneaux sont plus serrés (espacés d'environ 20 µm) que les suivants ; cependant, chez l'un des spécimens, les trois premiers anneaux sont groupés ; les 9 à 10 anneaux suivants sont équidistants (espacés de 30 à 40 µm) ; à partir du 12e anneau environ, ils sont à nouveau plus serrés (espacés d'environ 20 µm) ; seuls les 6 à 8 premiers anneaux portent des épines assez grosses (environ 10 µm) pour être visibles à la loupe ; chacun de ces anneaux porte environ 26 épines, interrompues le long des champs latéraux ; les anneaux suivants portent des épines de plus en plus petites et de moins en moins nombreuses ; on observe de très petites épines éparses jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Les deirides n'ont pas été vues.

Structures mâles

Les ailes caudales sont très étroites ; il existe 4 paires de papilles précloacales et 7 paires postcloacales disposées comme l'indique la figure 3, G. L'ornementation cuticulaire précloacale comprend de 2 à 5 rangées longitudinales d'épaississements rectangulaires.

Le spicule gauche forme un coude près de son extrémité distale ; sa longueur varie de 280 à 660 µm ; le spicule droit, arqué, mesure de 60 à 80 µm.

1. Nous n'avons pas observé de mues, mais certains spécimens présentent, sous les anneaux d'épines superficiels, de plus grandes épines en formation dans la cuticule sous-jacente, il s'agit donc de 4e stades.

truuctures femelles

La vulve est située légèrement en avant de l'anus. L'ovéjeeteur, long de 320 µm sur le spécimen examiné, se divise en 2 utérus ; il comprend un vagin de 80 µm au sommet duquel la trompe débouche par un sphincter.

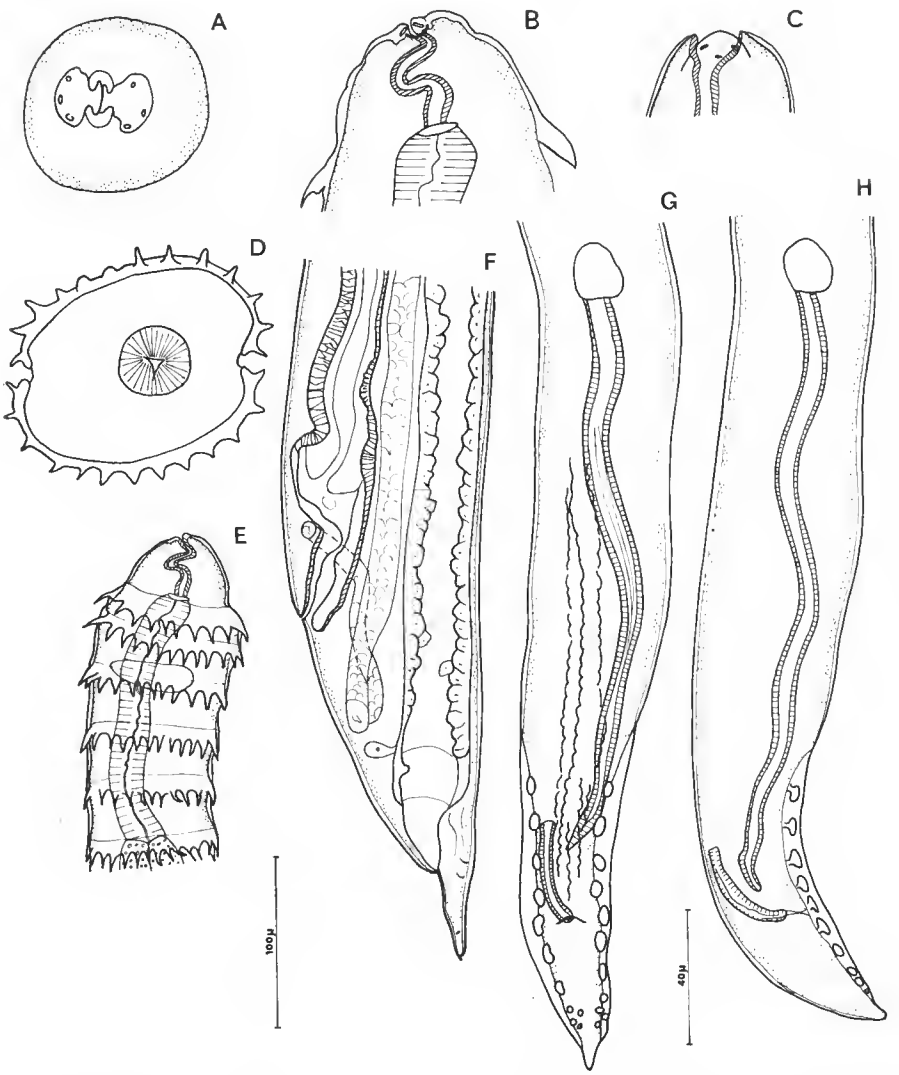


Fig. 3. — *Spinitectus malayensis* n. sp. A, vue apicale ; B, extrémité antérieure, vue médiane ; C, extrémité antérieure, vue latérale ; D, coupe transversale au niveau de l'œsophage ; E, région antérieure, vue médiane ; F, femelle, région postérieure ; G, mâle, région postérieure, vue ventrale ; H, mâle, région postérieure, vue latérale.

A, B, C, D : éch. 40 µm ; E, F, G, H : éch. 100 µm.

Principales dimensions d'un mâle long de 2,2 mm : larg. maximum 100 µm ; pharynx 50 µm ; œsophage musculaire 140 µm ; œsophage glandulaire 700 µm ; anneau nerveux à 90 µm de l'extrémité antérieure ; queue 80 µm ; spicule gauche 370 µm ; spicule droit 70 µm.

Principales dimensions d'une femelle longue de 2,5 mm : larg. maximum 100 µm ; pharynx 40 µm ; œsophage musculaire 150 µm ; œsophage glandulaire 600 µm ; anneau nerveux à 85 µm de l'extrémité antérieure ; queue 55 µm ; vulve à 250 µm de l'extrémité postérieure.

Discussion

De nombreuses espèces de *Spinitectus* ont été décrites chez des Poissons d'eau douce indiens, parmi lesquelles un certain nombre sont différenciées par des caractères peu nets et qui ne paraissent pas sortir du cadre des variations individuelles.

Pour cette raison, Sood (1968) supprime plusieurs espèces, mettant en particulier en synonymie avec *S. mastacembeli* Karve et Naik, 1951, des espèces décrites ultérieurement, parasites de Poissons de groupes variés, Mastacembelidae, Notopteridae, Channidae, Bagridae ; Sahay (1970) refuse ces synonymies et rétablit les différentes espèces.

Seule, une révision des *Spinitectus* indiens basée sur l'étude d'un abondant matériel récolté chez les différents groupes de Poissons permettra de vérifier quelles sont les espèces valides.

Notre espèce est voisine du groupe *mastacembeli*, mais dans l'état actuel des connaissances, une diagnose avec les espèces indiennes est donc impossible ; c'est pourquoi nos spécimens ayant été trouvés dans une région nouvelle et chez un hôte nouveau, nous préférons créer provisoirement pour eux une espèce nouvelle, *S. malayensis* n. sp., susceptible d'être mise ultérieurement en synonymie avec l'une ou l'autre des espèces décrites aux Indes.

III. **Prospinitectus mollis** (Mamaev, 1968) n. g., n. comb.
(Fig. 4 et 5)

Matériel : 2 ♂ (MNHN 776 BA).
Hôte : *Euthynnus affinis* (Cantor) (Scombridae, Perciformes).
Localisation : Intestin.
Lieu de récolte : Marché de Kuala Lumpur, Malaisie. (F. Petter coll., novembre 1976.)

Description

Les spécimens présentent tous les caractères de l'espèce *Spinitectus mollis* Mamaev, 1968, décrit chez le même hôte dans la mer de Chine. Nous donnons quelques compléments à la description originale et en particulier une étude détaillée des structures apicales.

Structures apicales

L'ouverture buccale est allongée dorso-ventralement et surplombée par deux pseudo-lèvres réduites à deux lobes latéraux ; chaque lobe porte une dent apicale externe bien développée ; les papilles ne sont pas situées sur les pseudo-lèvres ; il existe un cycle externe

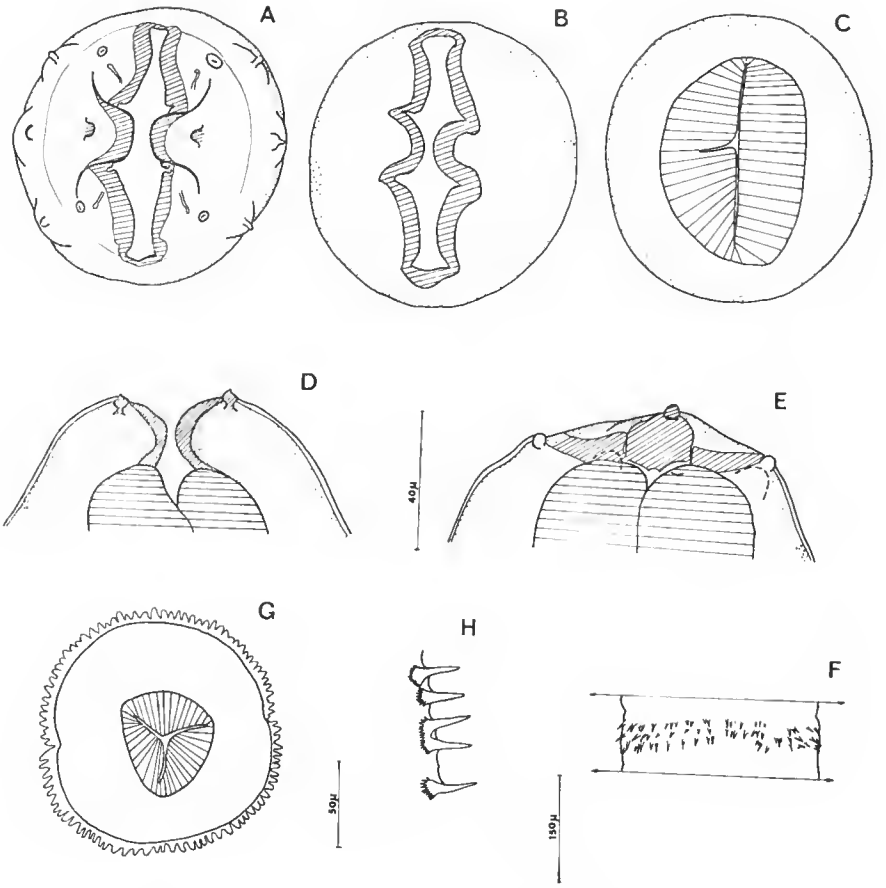


Fig. 4. — *Prospinitectus mollis* (Mamaev, 1968) n. g., n. comb., ♂. A, vue apicale ; B, coupe optique au niveau de la capsule buccale ; C, coupe optique au niveau de l'extrémité antérieure de l'œsophage ; D, extrémité antérieure, vue médiane ; E, extrémité antérieure, vue latérale ; F, épines au milieu du corps ; G, coupe transversale au niveau des premiers anneaux d'épines ; H, épines vers le 20e anneau. A, B, C, D, E : éch. 40 µm ; F : éch. 150 µm ; G, H : éch. 50 µm.

de 4 papilles céphaliques et 2 amphides, 4 papilles labiales externes et 4 papilles labiales internes.

Il n'y a pas de pharynx ; l'œsophage est directement en contact avec la capsule buccale allongée dorso-ventralement, à paroi interne chitinoïde.

Ornementation cuticulaire

Chez un mâle de 8,2 mm, le premier anneau d'épines est situé à 70 µm de l'extrémité antérieure ; les premiers anneaux sont espacés de 10 µm, les suivants de 20 à 30 µm. Dans la partie antérieure du corps, les épines sont disposées en anneaux réguliers d'environ 70

à 100 épines, interrompues au niveau des champs latéraux ; le nombre d'épines par anneau diminue progressivement et, dans la région postérieure, elles ne sont plus en anneaux réguliers, mais éparses ; elles disparaissent complètement au niveau où débute l'ornementation ventrale de la queue.

Les épines des premiers anneaux mesurent environ 5 µm, elles augmentent de taille jusqu'au 20e anneau environ où elles atteignent 25 µm ; à partir du 50e anneau, elles dimi-

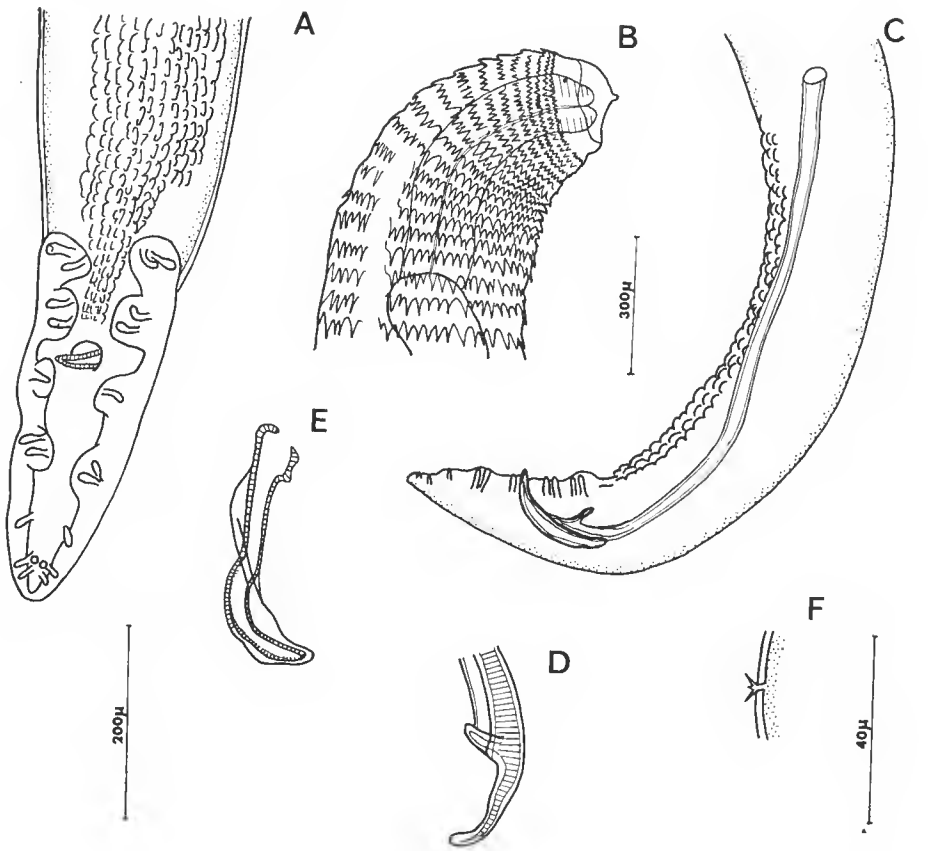


Fig. 5. — *Prospinitectus mollis* (Mamaev, 1968) n. g., n. comb., ♂. A, extrémité postérieure, vue ventrale ; B, région antérieure, vue latérale ; C, extrémité postérieure, vue latérale ; D, extrémité distale du grand spicule ; E, petit spicule ; F, deiride.
A, B, D, E : éch. 200 µm ; C : éch. 300 µm ; F : éch. 40 µm.

nuent de taille et deviennent à peine visibles aux faibles grossissements du microscope au-delà des deux tiers antérieurs du corps.

Les minuscules deirides, situées en avant du 1er anneau, sont, comme dans la description de Mamaev, terminées par 2 ou 3 très fines pointes.

Région caudale

L'ornementation précloacale comprend une douzaine de rangées longitudinales de petits épaississements rectangulaires. Les ailes caudales ont un aspect ponctué ; il existe 4 paires de papilles précloacales et 7 paires post-cloacales disposées comme dans la description de Mamaev (fig. 5, A).

Le spicule gauche présente à 110 µm de son extrémité distale un éperon sur lequel s'attache une aile membraneuse (fig. 5, D), le spicule droit est courbé à son extrémité distale.

Principales dimensions d'un mâle long de 8,2 mm : larg. maximum 300 µm ; œsophage musculaire 250 µm ; œsophage glandulaire 1,85 mm ; deirides et anneau nerveux situés respectivement à 60 µm et 225 µm de l'extrémité antérieure ; spicule gauche 1,3 mm ; spicule droit 275 µm ; queue 240 µm.

Discussion

La classification des Cystidicolidae est basée principalement sur les structures céphaliques, qui traduisent l'évolution de la lignée (voir Chabaud, 1975) ; cependant, le genre *Spinitectus* n'est pas défini par sa structure céphalique mais par le caractère externe constitué par la présence d'anneaux d'épines ; les auteurs qui ont cherché à situer le genre au point de vue évolutif dans l'ensemble des Cystidicolidae se sont basés sur la structure de *S. inermis* décrite par Rasheed (1965) ou sur celle d'espèces africaines décrites par Dollfus et Campana-Rouget (1956) ; les *Spinitectus* sont ainsi considérés comme munis de pseudo-lèvres relativement grandes, à bord antérieur élargi, et dépourvues de dent apicale (Chabaud, 1975).

En fait, les structures apicales ne sont connues que chez peu d'espèces et en particulier celle de l'espèce-type, *S. oviflagellis* Fourment, 1884, était inconnue jusqu'à présent ; nous avons pu l'étudier sur les spécimens décrits par Rahman en 1964 [1] : les pseudo-lèvres ont la forme d'étroits lobes latéraux élargis à leur bord antérieur ; les papilles comprennent un cycle externe de 4 papilles céphaliques et 2 amphides, 4 papilles labiales externes et 6 papilles labiales internes ; l'ouverture buccale est munie de 4 paires de petits lobes submédians (fig. 6) ; à l'exception de ces petits lobes submédians qui ne sont signalés chez

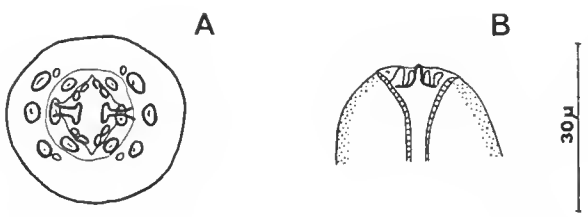


Fig. 6. — *Spinitectus oviflagellis* Fourment, 1884. A, vue apicale ; B, extrémité antérieure, vue latérale.

1. Nous remercions vivement le Dr Gibson qui nous a permis d'étudier ces spécimens.

aucun autre *Spinitectus*, la structure apicale de l'espèce-type est donc voisine de celle de *S. inermis* et correspond à la définition précédente.

Par contre, la structure apicale de *S. mollis* est complètement différente ; de plus, alors que la plupart des *Spinitectus* connus possèdent un pharynx relativement développé, *S. mollis* en est dépourvue. Cette espèce s'éloigne donc des autres *Spinitectus* par des caractères d'importance évolutive et nous estimons nécessaire de créer pour elle un genre nouveau *Prospinitectus* qui s'oppose au genre *Spinitectus* par les caractères suivants : absence de pharynx ; pseudo-lèvres non élargies en avant et munies d'une forte dent externe ; ouverture buccale sous les pseudo-lèvres fortement allongée dorso-ventralement.

L'absence de pharynx, le nombre et la situation périphérique des papilles céphaliques placent ce genre parmi les Cystidicolidae les plus primitifs.

Diagnose du genre *Prospinitectus* n. g. : Cystidicolidae ; pseudo-lèvres réduites à 2 lobes latéraux portant chacun une dent apicale externe ; capsule buccale allongée dorso-ventralement ; pharynx absent ; cuticule ornée d'épines disposées en anneaux transversaux ; 4 paires de papilles précloacales et 7 paires postcloacales ; spicules inégaux.

Espèce-type : *P. mollis* (Mamaev, 1968) n. comb.

N'ayant vraisemblablement pas eu connaissance de la description de Mamaev de 1968, Schmidt et Kuntz décrivent en 1969 chez *Euthynnus yaito* aux Philippines une nouvelle espèce, *Spinitectus palawanensis*, qui nous semble ne présenter aucune différence avec l'espèce précédente ; nous mettons donc *S. palawanensis* Schmidt et Kuntz, 1968, en synonymie avec *Prospinitectus mollis* (Mamaev, 1968).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Chabaud, A. G., 1975. — Keys to genera of the Order Spirurida. Part 2. Spiruroidea, Habronematoidea and Acuarioidea. CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Edit. Anderson, Chabaud et Willmott. Commonwealth Agric. Bureaux, Farnham Royal, Bucks, England : 29-58.

Dollfus, R. Ph., et Y. Campana-Rouget, 1956. — Une nouvelle espèce d'*Ascarophis* (Nematoda, Spirurinae) chez *Gadus luscus* L. Révision du genre. *Annls Parasit. hum. comp.*, Paris, **31** : 385-404.

Karve, J. N., et G. G. Naik, 1951. — Some parasitic Nematodes of fishes. II. *J. Univ. Bombay*, Sect. B, Biol. Sci., **19** : 1-37.

Le-Van-Hoa et Pham-Ngok-Khue, 1967. — Relation entre les Seuratoidea et les Cucullanidae par l'intermédiaire d'un nouveau nématode *Campanarougetia campanarougetae* n. g., n. sp., parasite des Anguilles du Sud Viêt-Nam. *Bull. Soc. Path. exot.*, **60** : 393-398.

Mamaev, Yu. L., 1968. — Les Helminthes des Thons de la Mer de Chine. *In* : K. I. Skriabin et Yu. L. Mamaev. Les Helminthes d'animaux de l'Océan Pacifique. Izdat. « Nauka », Moscou : 5-27 (en russe).

Petter, A. J., 1978. — Quelques Nématodes Camallanidae parasites de Poissons en Malaisie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 515, Zool. 354 : 319-330.

Rahman, H., 1964. — On the morphology of the hitherto undescribed male of *Spinitectus oviflagellis* Fourment, 1884 (Nematoda, Rhabdochonidae). *Parasitology*, **54** : 695-698.

Rasheed, S., 1965. — Observations on the Spiruroid Nematodes of Fish with a Revision of the Genus *Metabronema* Yorke and Maplestone, 1926. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, **3** : 359-387.

Sahay, U., 1970. — On the validity of some Indian species of the genus *Spinitectus* Fourment, 1883. With a key of the Indian species. *Annls Parasit. hum. comp.*, Paris, **45** : 655-659.

Schmidt, G. D., et R. E. Kuntz, 1969. — Nematode parasites of Oceanica. V. Four new species from fishes of Palawan, P. I., with a proposal for *Oceanicucullanus* gen. nov. *Parasitology*, **59** : 389-396.

Sood, M. L., 1968. — Some nematode parasites from freshwater fishes of India. *Indian J. Helminth.*, **20** : 83-110

Manuscrit déposé le 10 janvier 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section A, nº 3 : 597-624.

Trématodes d'Amphibiens du Togo

par Robert Bourgat *
Collaboration technique Sena Agbalo

Résumé. — La faune des Trématodes d'Amphibiens du Togo comprend douze espèces : *Diplodiscus fischthalicus* Meskal, 1970, *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929, *Ganeo africana* (Skrjabin, 1916), *Pleurogenoides tener* (Looss, 1898), *Neoprosotocus exovitellosus* (Fischthal et Thomas, 1968), *Maederia eburnense* (Maeder, 1969), *Ostioloides rappiae* (Szidat, 1932), *Haematoloechus micrurus* Rees, 1964, *H. combesi* Batchvarov et Bourgat, 1974, *H. johnsoni* Bourgat, 1977, *Metahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964), *Opisthorchis lomeensis* Bourgat et Combes, 1975. Cet ensemble montre que le particularisme écologique du Togo est suffisant pour permettre une évolution originale de sa faune et, surtout, pour assurer une séparation efficace entre les faunes des blocs forestiers occidentaux et orientaux de l'Afrique de l'Ouest.

Abstract. — *Digenetic Trematodes of Amphibians from Togo.* — This grouping consists of twelve species : *Diplodiscus fischthalicus* Meskal, 1970, *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929, *Ganeo africana* (Skrjabin, 1916), *Pleurogenoides tener* (Looss, 1898), *Neoprosotocus exovitellosus* (Fischthal et Thomas, 1968), *Maederia eburnense* (Maeder, 1969), *Ostioloides rappiae* (Szidat, 1932), *Haematoloechus micrurus* Rees, 1964, *H. combesi* Batchvarov et Bourgat, 1974, *H. johnsoni* Bourgat, 1977, *Metahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1971), *Opisthorchis lomeensis* Bourgat et Combes, 1975. It shows the particular ecological factors in Togo to be sufficient as to allow a peculiar evolution of fauna, and assure a distinct separation between Western and Eastern forest regions of West Africa.

La faune des Trématodes d'Amphibiens du Togo rassemble 12 espèces, représentant 10 genres et 6 familles. La collection étudiée ici les renferme toutes, à savoir : *Diplodiscus fischthalicus* Meskal, 1970, *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929, *Ganeo africana* (Skrjabin, 1916), *Pleurogenoides tener* (Looss, 1898), *Neoprosotocus exovitellosus* (Fischthal et Thomas, 1968), *Maederia eburnense* (Maeder, 1969), *Ostioloides rappiae* (Szidat, 1932), *Haematoloechus micrurus* Rees, 1964, *H. combesi* Batchvarov et Bourgat, 1974, *H. johnsoni* Bourgat, 1977, *Metahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964), *Opisthorchis lomeensis* Bourgat et Combes, 1975. Un échantillon de ce matériel est déposé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

La systématique des familles est empruntée à M. le Pr C. Combes (Perpignan) que nous remercions d'avoir bien voulu nous donner de précieux conseils et nous communiquer le manuscrit d'un important travail en préparation.

Ces Helminthes proviennent de la dissection de plus de 2 000 Amphibiens récoltés au Togo depuis 1971 et dont la détermination est vérifiée ou établie par MM. les Prs

* *Correspondant du Muséum. Université de Perpignan, 66025 Perpignan Cédex.*

M. Lamotte (Paris) et A. Schiötz (Charlottenlund), à qui nous exprimons notre reconnaissance. La collection d'Amphibiens, en partie destinée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, fait l'objet d'une étude en cours de rédaction.

Amphibiens disséqués (nombre entre parenthèses) et Digènes obtenus

Xenopus tropicalis (Gray, 1864) (36).
X. mulleri (Peters, 1844) (85) : *D. fischthalicus.*
Bufo regularis Reuss, 1834 (112) : *D. fischthalicus, M. monodi.*
Bufo togoensis Ahl, 1924 (7) : *M. monodi.*
Phrynobatrachus accraensis (Ahl, 1923) (323) : *D. fischthalicus, G. africana, M. eburnense.*
P. natalensis (Smith, 1849) (2).
P. plicatus (Günther, 1858) (10).
P. gutturosus (Chabanaud, 1921) (4).
P. francisci (Boulenger, 1912) (23).
P. calcaratus (Peters, 1863) (60) : *M. eburnense.*
Ptychadena huguettae Inger, 1968 (23).
P. hylaea Sehmidt et Inger, 1959 (265) : *D. fischthalicus, M. monodi.*
P. maccarthyensis (Anderson, 1937) (67) : *D. fischthalicus, M. monodi.*
P. oxyrhynchus (Smith, 1884) (19) : *M. monodi.*
P. pumilio (Boulenger, 1920) (55) : *D. fischthalicus.*
P. tournieri Guibé et Lamotte. 1955 (7).
P. trinodis (Boettger, 1881) (3).
Hylarana albolabris (Hallowell, 1856) (93) : *M. monodi.*
H. galamensis (Duméril et Bibron, 1841) (80) : *D. fischthalicus, M. monodi.*
Hildebrantia ornata (Peters, 1878) (1).
Dicroglossus occipitalis (Günther, 1858) (359) : *D. fischthalicus, M. monodi, G. africana, P. tener, N. exovitellosus, H. micrurus, H. johnsoni, M. exoterorchis.*
Aubria subsigillata (Duméril, 1856) (25) : *D. fischthalicus, M. monodi, O. lomeensis.*
Conraua derooi Hulselmans, 1971 (60) : *M. monodi, H. combesi.*
Hemisus marmoratus (Peters, 1854) (41).
Kassina senegalensis (Duméril et Bibron, 1841) (41) : *M. monodi.*
K. cassinoides (Boulenger, 1903) (3).
K. fusca Schiötz, 1967 (1).
Leptopelis bufonides Sehiötz. 1967 (5).
L. viridis (Günther, 1868) (31).
Afrixalus dorsalis (Peters, 1875) (38).
A. vittiger (Peters, 1876) (2).
Arthroleptis poecilonotus Peters, 1863 (90).
Hyperolius sp. (54).
Hyperolius concolor (Hallowell, 1844) (16) : *O. rappiae.*
H. torrentis Sehiötz, 1967 (9) : *M. monodi.*
H. nitidulus Peters, 1875 (11).
H. nasutus Mertens. 1940 (1).
H. fusciventris burtoni (Boulenger, 1883) (17) : *D. fischthalicus.*
H. guttulatus Günther, 1858 (1).
Phrynomerus microps (Peters, 1875) (2).

Stations prospectées
(Fig. 1)

Les trente stations prospectées sont dispersées sur les grands ensembles écologiques du pays, à savoir : la plaine côtière, la zone de transition qui la prolonge vers le nord, la pénéplaine centrale, la région d'altitude, et la savane du nord (Lamouroux, 1969).

La plaine côtière, avec moins de 800 mm de pluies réparties en deux saisons (avril-

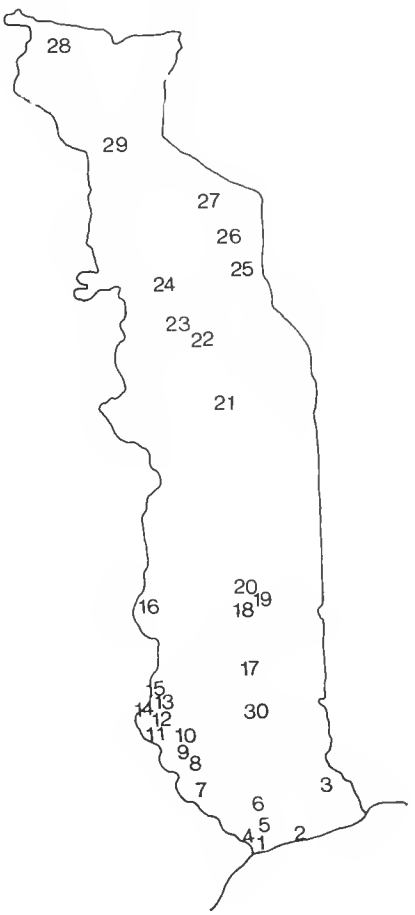


Fig. 1. — Stations prospectées : *Plaine côtière* : 1, Lomé ; 2, Porto-Seguro ; 3, Afagnan ; 4, Bé-Klikamé ; 5, Togblekope ; 6, Kovié. — *Zone de transition* : 7, Assahoun ; 8, Wudzerale ; 17, Wahala ; 30, Notsé. — *Pénéplaine centrale* : 9, Gadjagan ; 10, Agou ; 18, Atakpamé ; 19, Katobodjo ; 20, Awagome ; 21, Sotoboa. — *Zone d'altitude* : 11, Tové ; 12, Kpalimé ; 13, Kuma ; 14, Kloto ; 15, Atigba ; 16, Badu ; 22, Malfakassa. — *Savane du Nord* : 23, Bassar ; 24, Kabo ; 25, Lama-Kara ; 26, Niamtougou ; 27, Kanté ; 28, Dapaon ; 29, Mango.

juillet et septembre-octobre), est la moins arrosée du pays. Elle supporte six mois écologiquement secs. Cette situation paradoxale ajoutée aux facteurs édaphiques fait que la savane descend jusqu'au littoral océanique où elle interrompt le bandeau de forêt dense, normalement étendu, à ce niveau, de la Guinée jusqu'en Afrique équatoriale.

Au nord de cette plaine, une zone de transition, également couverte de savane reçoit plus de 850 mm de pluie. La petite saison sèche de juillet-août y est atténuée et quatre mois seulement sont écologiquement secs.

La pénéplaine centrale, couverte de savane arborée relativement dense, reçoit plus de 1 000 mm d'eau par an ; six mois y sont écologiquement secs.

La zone d'altitude, disposée en écharpe de direction SO-NE, est moins humide dans sa partie septentrionale mais reçoit toujours plus de 1 600 mm d'eau par an. La période écologiquement sèche y est réduite (deux mois à Kloto) ; c'est le domaine de la forêt ombrophile.

La savane du Nord, de type soudanien, reçoit plus de 850 mm de pluie en une seule saison (mai à octobre). Les six autres mois sont écologiquement secs.

Dans les savanes — du Nord et du Sud — les formations arborées sont représentées par les xérophiles (Baobabs) et aussi par les galeries forestières qui accompagnent les fleuves tout au long de leurs cours, et sont d'un intérêt majeur au plan du peuplement batrachologique.

Paramphistomidae

Diplodiscus fischthalicus Meskal, 1970
(Fig. 2 et 14 d)

Synonymie : *D. magnus* (Srivastava, 1934) sensu Fischthal et Thomas (1968) ; *D. subclavatus* (Pallas, 1760) sensu Salami-Cadoux et De Grégorio (1976), Bourgat et Kulo (1977), Bourgat *et al.* (1976) et, sans doute, de nombreux autres travaux concernant les *Diplodiscus* d'Afrique.

Salami-Cadoux et De Grégorio (1976) à partir de l'étude morphologique de *Diplodiscus* provenant du Togo et de Pologne concluent à l'identité morphologique des séries européenne et africaine, et aux seules validités pour l'Afrique des espèces *D. subclavatus* et *D. pallascatus* Manter et Pritchard, 1964. Fischthal (1977), après l'examen de *Diplodiscus* du Togo, du Zaïre, du Ghana, et d'Éthiopie (paratypes de *D. fischthalicus* Meskal, 1970), parvient à une conclusion identique en ce qui concerne l'Afrique et, précisément, à la mise en synonymie de *D. magnus* sensu Fischthal et Thomas (1968), *nec* Srivastava (1934), du Ghana, avec *D. fischthalicus* Meskal, 1970.

Reste le problème de la conspécificité des *Diplodiscus* européen et africain. Salami-Cadoux et De Grégorio (1976) relèvent qu'il n'existe entre les deux aucun caractère morphologique formellement discriminant, et que seule l'étude comparative de la chétotaxie des cercaires peut apporter une solution claire à cette question. Cette étude menée sur du matériel togolais (Ch. Bayssade-Dufour *et al.*, 1978) fait ressortir, entre les garnitures sensillaires des *Diplodiscus* européen et togolais, des différences suffisantes pour que ces derniers soient écartés de l'espèce *D. subclavatus*. Leur identité morphologique aux *Diplodiscus* d'Éthiopie conduit à les nommer *D. fischthalicus* Meskal, 1970.

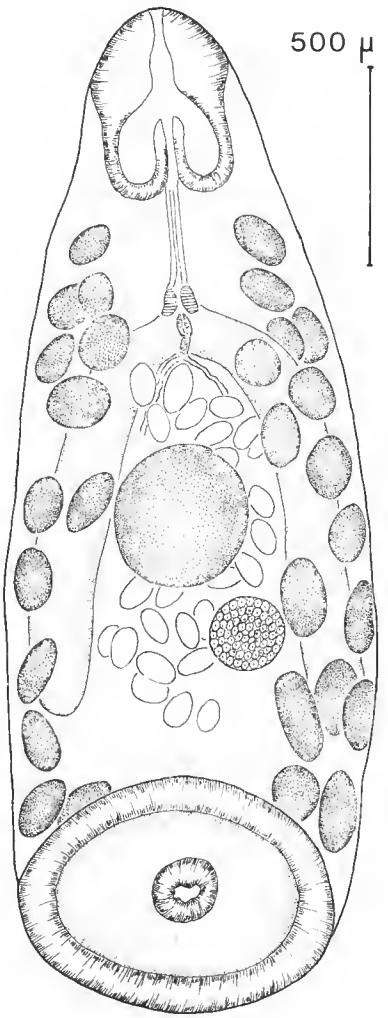


Fig. 2. — *Diplodiscus fischthalicus* Meskal, 1970.

Hôtes, localités et fréquence : *Aubria subsigillata*, Kovié (12/25) [1] ; *Bufo regularis*, Kanté (1/80) ; *Dicroglossus occipitalis*, Atakpamé, Gadjagan, Kabo, Kanté, Katobodjo, Kovié, Lomé, Niamtougou (157/359) ; *Hyperolius fusciventris*, Lomé (1/17) ; *Kassina*

1. Rapport du nombre d'hôtes parasités au nombre d'hôtes examinés sur l'ensemble du Togo. Certaines données numériques, apparemment discordantes se justifient car toutes les dissections ne donnent pas lieu à des examens totaux.

senegalensis, Lomé (2/40) ; *Phrynobatrachus accraensis*, Bassar, Kovié, Kpalimé, Togblekope, Wahala (13/323) ; *Ptychadena hylaea*, Kovié, Lomé (24/265) ; *P. pumilio*, Kanté (2/39) ; *P. maccarthyensis*, Lomé (1/67) ; *Rana galamensis*, Bassar, Kloto, Kovié, Kanté, Lomé, Kpalimé, Wudzerale (6/80) ; *Xenopus mulleri*, Kanté, Lama-Kara (2/85). Kanté est la seule station du Togo où *Bufo regularis* ait livré *D. fischthalicus*.

Mentions antérieures : Au Togo : Bourgat et Kulo (1977) ; Salami et De Grégorio (1976) ; Fischthal (1977) chez *D. occipitalis* à Notse et Namoundjoga. — En Afrique : Afrique centrale (Skrjabin, 1916) ; Bénin (Joyeux et Baer, 1928, Bourgat *et al.*, 1976) ; Gabon (Maeder *et al.*, 1969 *a*) ; Côte d'Ivoire (Maeder, 1973) ; Cameroun (Gassmann, 1975) ; Ghana (Fischthal et Thomas, 1968) ; Éthiopie (Meskal, 1970) ; Tunisie (Joyeux, 1923, Balozet et Callot, 1938) ; Maroc (Joyeux et Gaud, 1945) ; Zaïre (Fischthal, 1977).

Habitat : Rectum.

Matériel examiné : 652 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 1 à 4,8 (moy. 2,7) ; l (mm) = 0,5 à 2 (moy. 1,1) ; V.V. (mm) = 0,4 à 2 (moy. 1) × 0,3 à 1,4 (moy. 0,7).

Cycle biologique : Selon Bourgat et Kulo (1977) les Mollusques hôtes intermédiaires sont, au Togo, *Bulinus forskalii* Ehrenberg et *Segmentorbis kanisaensis* (Preston). L'infestation habituelle se produit au stade têtard par pénétration de la cercaire nageante en même temps que le flux d'eau.

Mesocoeliidae

Mesocoelium monodi Dollfus, 1929
(Fig. 3 a, b et 14 e)

Synonymie : Maeder *et al.* (1969 *b*) invalident plusieurs espèces de *Mesocoelium*, en particulier *M. monodi*, qui rentrent ainsi en synonymie avec *M. monas*. Fischthal (1977) ne suit pas cet auteur et, en l'absence d'étude comparative des stades larvaires des *Mesocoelium* africain et sud-américain, accepte la validité de *M. monodi*. Pour l'instant, en effet, seuls les stades larvaires du *Mesocoelium* ouest-africain sont décrits par Thomas (1965) et Bayssade-Dufour et Bourgat (1975) ; ces derniers reprennent la nomination *M. monodi* que nous maintenons ici, et qui doit s'appliquer aussi à *M. monas* sensu Bourgat *et al.* (1976).

Hôtes, localités et fréquence : *Kassina senegalensis*, Lomé (1/41) ; *Hyperolius torrentis*, Kloto (1/9) ; *Dicroglossus occipitalis*, Kovié, Kanté (3/150) ; *Conraua derooi*, Kloto (5/72) ; *Ptychadena maccarthyensis*, Lomé, Kovié, Kanté (9/55) ; *P. hylaea*, Kloto, Lomé, Kovié (14/100) ; *P. oxyrhynchus*, Lomé, Kovié (6/19) ; *Hylarana albolabris*, Kloto,

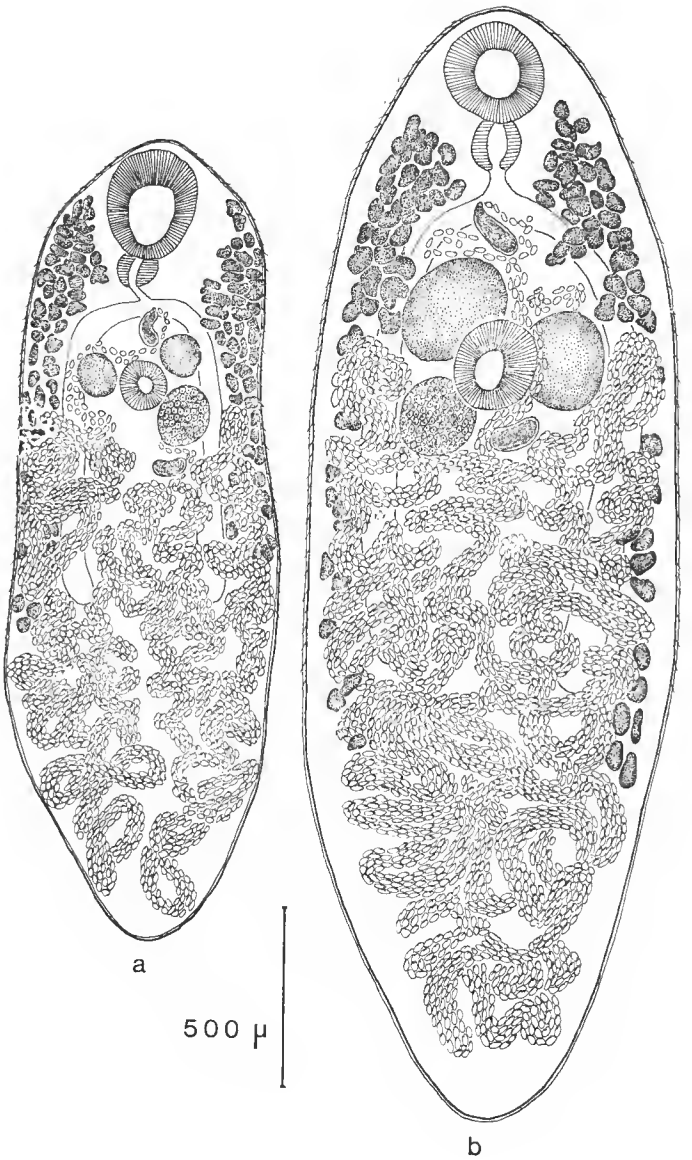


Fig. 3. — *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929 : a, de *Hylarana galamensis* ; b, de *Bufo regularis*.

Kovié (10/93) ; *H. galamensis*, Kloto, Lomé, Wudzerale, Agou, Bassar, Kpalimé, Awagome (9/81) ; *Aubria subsigillata*, Kovié (8/25) ; *Bufo regularis*, Lomé, Notsé, Kpalimé (53/112) ; *B. togoensis*, Tinkoro (5/7).

M. monodi est aussi parasite de Reptiles.

Mentions antérieures : Au Togo : Fischthal (1977) chez *Bufo regularis* à Dapango et Paio. — En Afrique : Côte d'Ivoire (Maeder, 1969, 1973 ; Maeder *et al.*, 1970*a* ; Murith, 1978), Cameroun (Saoud, 1964 ; Dollfus, 1929 ; Gassmann, 1975 ; Fischthal, 1977), Ghana (Fischthal et Thomas, 1968), Centrafrique (Maeder *et al.*, 1970*b*), Gabon (Maeder *et al.*, 1969*b*), Bénin (Bourgat *et al.*, 1976), Sierra Leone (Fischthal, 1977 ; Bourgat non publié), Zaïre (Dollfus, 1950 ; Fischthal, 1977 ; Vercammen-Grandjean, 1960).

Habitat : Duodenum.

Matériel examiné : 120 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 0,8 à 4 (moy. 2,4) ; l (mm) = 0,3 à 1,1 (moy. 0,7) ; V.O. (µm) = 168 à 420 (moy. 281) ; V.V. (µm) = 101 à 252 (moy. 186) ; V.O./V.V. = 1 à 2 (moy. 1,5).

Cycle biologique : Selon Thomas (1965), les sporocystes producteurs de cercaires se développent chez le Mollusque *Lamellaxis gracilis* (Hutton). Les cercaires peuvent s'enkyster, soit *in situ* dans les sporocystes, soit librement dans le milieu extérieur, soit, enfin, chez des Fourmis appartenant aux genres *Crematogaster* et *Camponotus*. La chétotaxie de la cercaire de *Mesocoelium* permet de situer ce genre au voisinage de la famille des Dicrocoeliidae (Bayssade-Dufour et Bourgat, 1975).

Lecithodendriidae

Ganeo africana (Skrjabin, 1916)
(Fig. 4 et 14 b)

Synonymie : *Ganeo glottoides africana* Skrjabin, 1916 ; on peut aussi supposer que *G. glottoides* Klein, 1905, sensu Joyeux et Baer (1928), appartient en fait à l'espèce *G. africana*.

Hôtes, localités et fréquence : *Dicroglossus occipitalis*, Lomé, Kovié, Katobodjo, Gadjagan, Awagome, Kanté (28/332) ; *Phrynobatrachus accraensis*, Kovié (présence exceptionnelle).

Mentions antérieures : Au Togo : Batchvarov et Bourgat (1974*a*) ; Fischthal (1977) chez *D. occipitalis* à Misahohe. — En Afrique : Afrique centrale (Skrjabin, 1916), Ghana (Fischthal et Thomas, 1968), Bénin (Joyeux et Baer, 1928 ; Bourgat *et al.*, 1976), Zaïre (Fischthal, 1977).

Habitat : Intestin moyen.

Matériel examiné : 180 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 2 à 7 (moy. 3,8) ; l (mm) = 0,5 à 1,6 (moy. 0.8) ; V.O. (µm) = 100 à 294 (moy. 159) ; V.V. (µm) = 126 à 319 (moy. 185) ; V.O./V.V. = 0,6 à 1 (moy. 0,9).

Cycle biologique : Inconnu.

Discussion

Batchvarov et Bourgat (1974*a*), soulignent la rareté de *G. africana* et son polymorphisme. Plusieurs récoltes, effectuées depuis cette date, permettent de ne plus le considérer aujourd'hui comme un parasite exceptionnel de *D. occipitalis* au Togo.

L'examen de notre collection confirme que le polymorphisme de cette espèce porte sur l'étendue des boucles utérines dans la région postérieure, la position des testicules (le testicule antérieur généralement anté-acétabulaire, peut devenir para et même post-acétabulaire), et la longueur des cæcums digestifs.

Une particularité de l'appareil femelle n'apparaît pas dans les précédentes descriptions de l'animal : celle de posséder, entre le métraterme et l'atrium génital, une ampoule utérine pouvant contenir jusqu'à une trentaine d'œufs sur le point d'être émis.

Pleurogenoides tener (Looss, 1898)
(Fig. 5 et 15 f)

Synonymie : *Distomum tacapense* Sonsino, 1894, sensu Looss (1896) ; *Pleurogenes tener* Looss, 1898.

Dollfus (1951) donne une analyse minutieuse de l'historique de cette espèce.

Hôte, localités et fréquence : *Dicroglossus occipitalis*, Lomé, Kovié (4/310).
P. tener est aussi parasite de Reptiles.

Mentions antérieures : Au Togo : Bourgat et Combes (1977). — En Afrique : Cameroun, Zaïre (Fischthal, 1977).

Habitat : Intestin moyen.

Matériel examiné : 5 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 0,9 à 1,1 (moy. 1) ; l (mm) = 0,6 à 0,8 (moy. 0,7) ; V.O. (µm) = 132 × 117 à 156 × 117 ; V.V. (µm) = 148 à 164 ; V.O./V.V. = 0,85 à 0,95 (moy. 0,90).

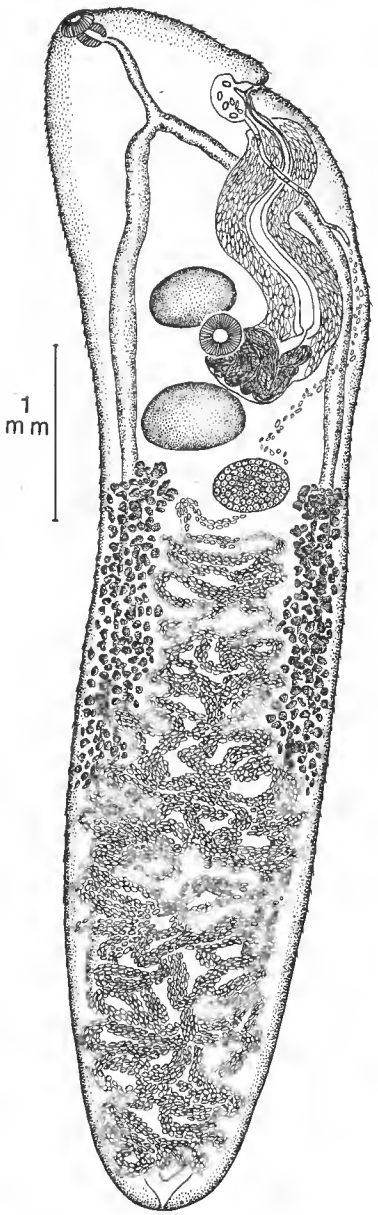


Fig.4

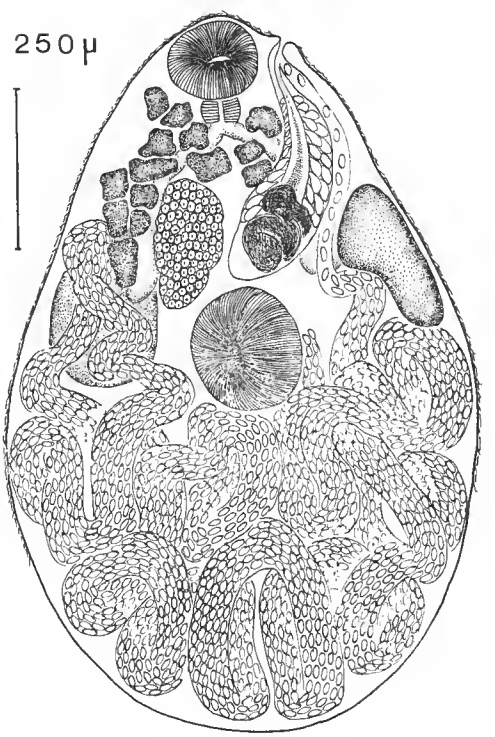


Fig. 5

Fig. 4. — *Ganeo africana* (Skrjabin, 1916).
Fig. 5. — *Pleurogenoides tener* (Looss, 1898).

Cycle biologique : Selon Macy (1964) les sporocystes producteurs de cercaires se développent chez le Mollusque *Bithynia subdiella*. Les cercaires s'enkystent chez les larves de plusieurs espèces d'Odonates. Les Métacercaires évoluent expérimentalement en adultes chez l'Amphibien *Ptychadena mascareniensis*, et le Lézard *Chalcides ocellatus*.

Neoprosotocus exovitellosus (Fischthal et Thomas, 1968)
(Fig. 6 et 15 d)

Synonymie : *Prosotocus exovitellosus* Fischthal et Thomas, 1968. Bourgat et Combes (1977), considérant que la situation antérieure du pore génital, la dissymétrie des testicules

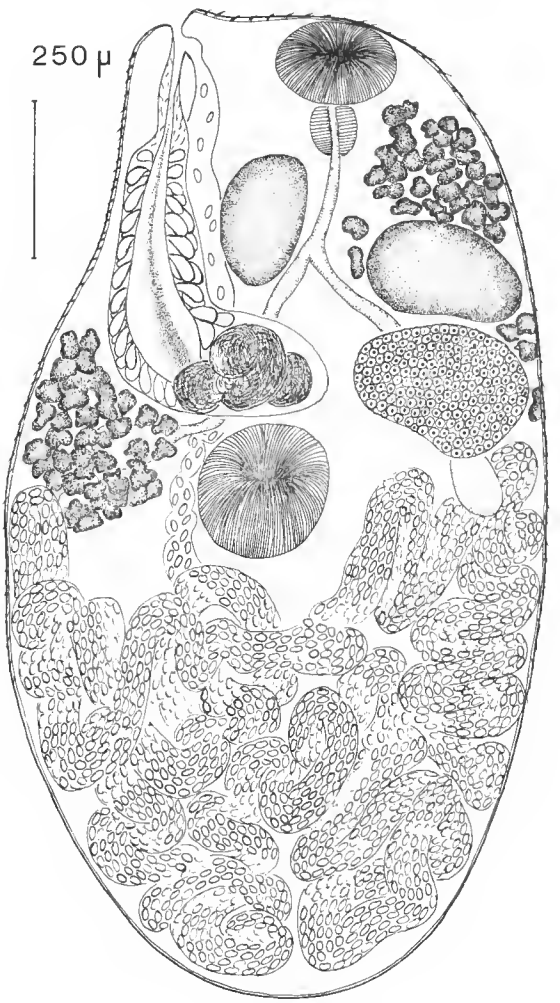


Fig. 6. — *Neoprosotocus exovitellosus* (Fischthal et Thomas, 1968).

et des vitellogènes, ainsi que la position entièrement post-acétabulaire des boucles utérines sont des caractères suffisants pour écarter l'espèce *exovitellosus* du genre *Prosotocus*, proposent la création du genre *Neoprosotocus*.

Hôte, localités et fréquence : *Dicroglossus occipitalis*, Kovié, Awagome, Katobodjo (4/310).

N. exovitellosus est aussi parasite de Reptiles.

Mentions antérieures : Au Togo : Bourgat et Combes (1977). — En Afrique : Zaïre (Fischthal, 1977).

Habitat : Intestin moyen.

Matériel examiné : 3 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 1,4 à 1,6 (moy. 1,5) ; l (mm) = 0,8 à 0,9 (moy. 0,9) ; V.O. (µm) = 100 × 93 à 111 × 206 ; V.V. (µm) = 185 × 201 à 209 × 241 ; V.O./V.V. = 0,5 à 0,7 (moy. 0,6).

Cycle biologique : Inconnu.

Plagiorchiidae

Maederia eburnense (Maeder, 1969)
(Fig. 7 et 15 e)

Synonymie : *Haplometroides eburnense* Maeder, 1969 ; *Plagitura eburnense* (Maeder, 1969) Gassmann, 1975.

Bourgat et Combes (1979) constatent, d'une part, que la disposition post-cæcale des testicules ne permet pas de maintenir l'espèce *eburnense* dans le genre *Haplometroides*, où le range Maeder (1969) ; d'autre part, que l'extension des vitellogènes empêche de suivre Gassmann (1975) qui classe *eburnense* dans le genre *Plagitura*. En conséquence, ces auteurs proposent la création, pour l'espèce *eburnense*, du nouveau genre *Maederia* et de la nouvelle sous-famille des Maederiinae.

Hôtes, localités et fréquence : *Phrynobatrachus accraensis*, Kloto, Lomé (4/540), *P. calcaratus*, Atakpamé (2/60).

Mentions antérieures : En Afrique : Côte d'Ivoire (Maeder, 1969, 1973), Gabon (Maeder *et al.*, 1969*a*), Centrafrique (Maeder *et al.*, 1970*b*), Cameroun (Gassmann, 1975).

Habitat : Duodénum.

Matériel examiné : 20 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 1,1 à 3 (moy. 1,8) ; l (mm) = 0,4 à 0,8 (moy. 0,6) ; V.O. (µm) = 89 × 96 à 166 × 183 ; V.V. (µm) = 83 × 94 à 144 × 146 ; V.O./V.V. = 1 à 1,3 (moy. 1,16).

Cycle biologique : Inconnu.

Discussion

La série togolaise de *M. eburnense* présente trois particularités qui n'apparaissent pas dans la description du matériel d'autres régions :

— la présence d'un prépharynx dont il n'est pas fait mention à propos du matériel de Côte d'Ivoire et du Cameroun, mais qui est explicitement absent chez les Vers du Gabon et de Centrafrique ;

— la disposition sub-symétrique à oblique des testicules, qui se retrouve, plus ou moins, chez les exemplaires du Cameroun [1], alors que chez les exemplaires de Côte d'Ivoire (selon le schéma de Maeder, 1969), du Gabon et de Centrafrique, les testicules sont symétriques ;

— la valeur du rapport V.O./V.V., pouvant atteindre 1,3, est donc légèrement plus élevée.

Le premier de ces caractères peut être considéré comme mineur ; les deux autres varient à l'intérieur de la propre série togolaise, de sorte que, dans l'état actuel des connaissances, les *Meaderia* du Togo peuvent demeurer dans l'espèce *M. eburnense*.

Ostioloides rappiae (Szidat, 1932)
(Fig. 8 et 14 f)

Synonymie : *Haplometroides rappiae* Szidat, 1932, *Haematoloechus rappiae* (Szidat, 1932) Yamaguti, 1958.

Hôte, localité et fréquence : *Hyperolius concolor*, Lomé (2/16).

Mentions antérieures : En Afrique : Libéria (Szidat, 1932), Côte d'Ivoire (Maeder *et al.*, 1970*a*), Ghana (Fischthal et Thomas, 1968), Cameroun (Gassmann, 1975).

Habitat : Duodénum.

Matériel examiné : 3 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 2,9 à 5,2 (moy. 3,9) ; l (mm) = 1 à 1,2 (moy. 1,1) ; V.O. (µm) = 210 à 265 (moy. 230) ; V.V. (µm) = 210 à 305 (moy. 267) ; V.O./V.V. = 0,9.

Cycle biologique : Inconnu.

1. Consultés grâce à l'obligeance de Mme M. Miremad-Gassmann que nous remercions ici.

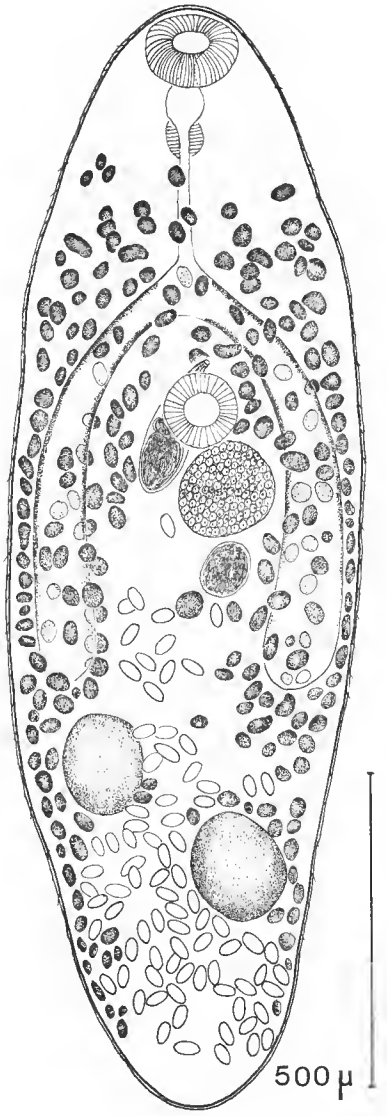


Fig. 7

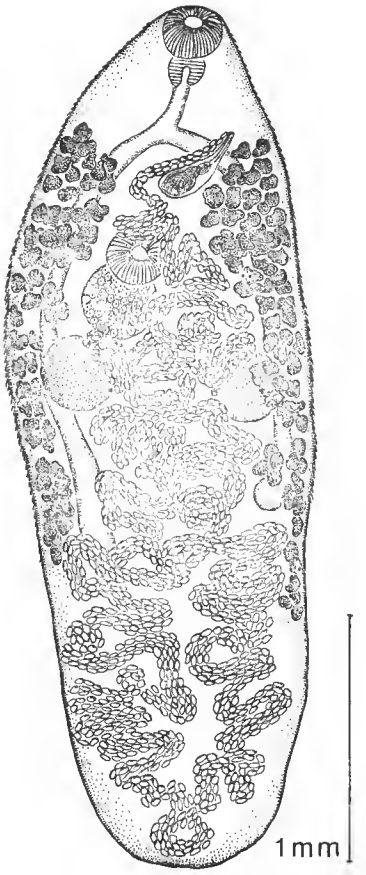


Fig. 8

Fig. 7. — *Maederia eburnense* (Maeder, 1969).
Fig. 8. — *Ostioloides rappiae* (Szidat, 1932).

Haematoloechidae

Haematoloechus micrurus Rees, 1964
(Fig. 9 et 15 e)

Hôtes, localités et fréquence [1] : *Dicroglossus occipitalis*, Lomé, Porto-Seguro, Katobodjo, Awagome, Gadjagan, Kanté (28/181). *H. micrurus* est associé dix fois à *Metahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964), une fois à *H. johnsoni* Bourgat et Combes, 1977, une fois aux deux Vers simultanément.

Mentions antérieures : En Afrique : Ghana (Rees, 1964 ; Fischthal et Thomas, 1968), Côte d'Ivoire (Maeder, 1973), Cameroun (Gassmann, 1975), Bénin (Bourgat *et al.*, 1976), Zaïre (Fischthal, 1977).

Habitat : Poumons.

Matériel examiné : 48 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 2,6 à 11,7 (moy. 7,3) ; l (mm) = 7,1 à 3,4 (moy. 1,1) ; V. O. (µm) = 255 à 749 (moy. 463) ; V.V. (µm) = 130 à 434 (moy. 249) ; V.O./V.V. = 1,05 à 2,30 (moy. 1,9).

Cycle biologique : Inconnu.

Haematoloechus combesi Batchvarov et Bourgat, 1974
(Fig. 10 et 14 a)

Hôte, localités et fréquence : *Conraua derooi*, Kloto, Atigba (13/99).

Mention antérieure : Au Togo : Batchvarov et Bourgat (1974*b*).

Habitat : Poumons.

Matériel examiné : 11 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 2,6 à 6,7 (moy. 5,1) ; l (mm) = 0,9 à 3,3 (moy. 2,1) ; V.O. (µm) = 319 à 605 (moy. 503) ; V.V. (µm) = 117 à 230 (moy. 156) ; V.O./V.V. = 2,7 à 2,9 (moy. 2,8).

Cycle biologique : Inconnu.

1. Pour l'ensemble des *Dicroglossus* disséqués. Les juvéniles étant pratiquement indemnes d'Haematoloechidae, la prévalence d'*H. micrurus* chez les hôtes adultes est voisine de 25 %.

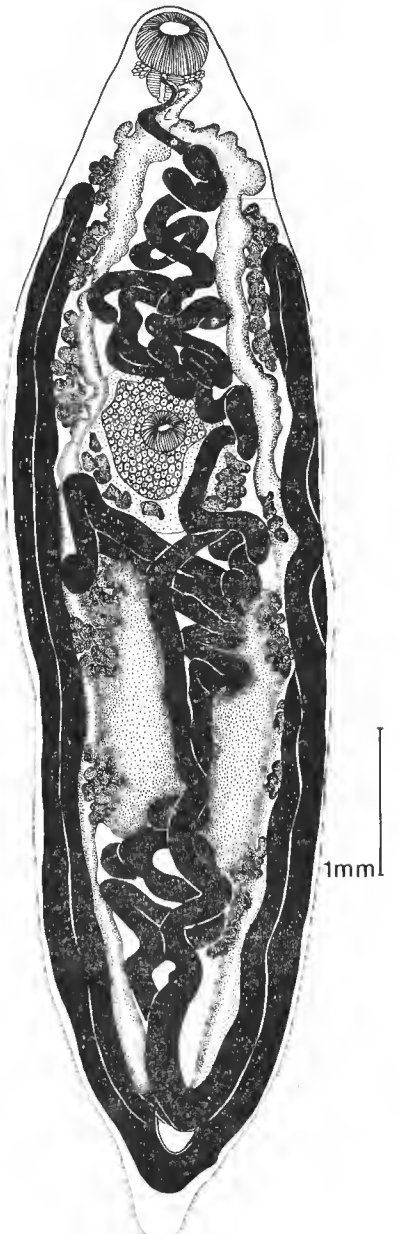


Fig. 9

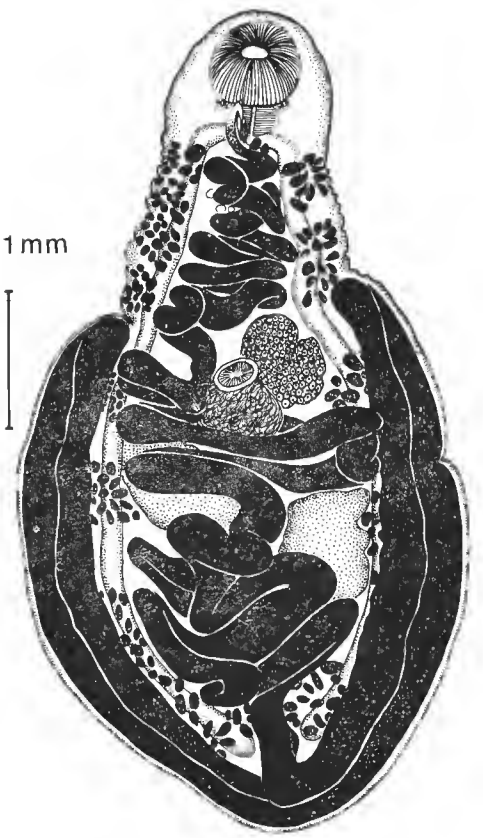


Fig. 10

Fig. 9. — *Haematoloechus micrurus* Rees, 1964.
Fig 10. — *Haematoloechus combesi* Batchvarov et Bourgat, 1974.

Discussion

H. combesi est, au Togo, le seul Haematoloechidae à ne pas être hébergé par *Dicroglossus occipitalis* ; réciproquement *Conraua derooi* n'héberge pas, dans la nature, d'autre représentant de cette famille. *H. combesi* peut donc être considéré comme le vicariant togolais de *H. darcheni* Combes et Knoepffler, 1967, parasite de *Conraua crassipes* au Gabon et au Cameroun (Gassmann, 1975 ; Combes et Knoepffler, 1967).

Haematoloechus johnsoni Bourgat, 1977
(Fig. 11 et 15 b)

Hôte, localités et fréquence : *Dicroglossus occipitalis*, Bé-Klikamé, Awagome, Bassar, Kanté (5/181).

H. johnsoni est associé une fois à *H. micrurus*, deux fois à *Metahaematoloechus exoterorchis*, et une fois aux deux Vers simultanément.

Mention antérieure : Au Togo : Bourgat (1977).

Habitat : Poumons.

Matériel examiné : 15 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 2,7 à 7 (moy. 5,06) ; l (mm) = 0,8 à 2 (moy. 1,25) ; V.O. (µm) = 252 à 676 (moy. 466) ; V.V. (µm) = 126 à 386 (moy. 264) ; V.O./V.V. = 1,25 à 2 (moy. 1,75).

Cycle biologique : Selon Bourgat et Kulo (1979) les sporocystes producteurs de xiphidiocercaires se développent chez le Planorbidae *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss, 1848) ; les métacercaires se forment dans l'ampoule rectale des larves de Libellules.

Metahaematoloechus exoterorchis (Rees, 1964)
(Fig. 12 et 15 a)

Synonymie : *Haematoloechus exoterorchis* Rees, 1964 ; *Purahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964) Maeder, 1973.

Fischthal (1977) n'admet pas, pour l'espèce *exoterorchis*, la création d'un genre d'Haematoloechidae distingué d'*Haematoloechus* uniquement par la position extracæcale des testicules.

En accord avec Yamaguti (1971), Maeder (1973), Gassmann (1975), nous estimons que cette différence spectaculaire dans la disposition des organes est une justification tout à fait suffisante du nouveau genre et proposons de conserver la validité de *Metahaematoloechus* Yamaguti, 1971. Notons que Maeder (1973), sans avoir connaissance du travail

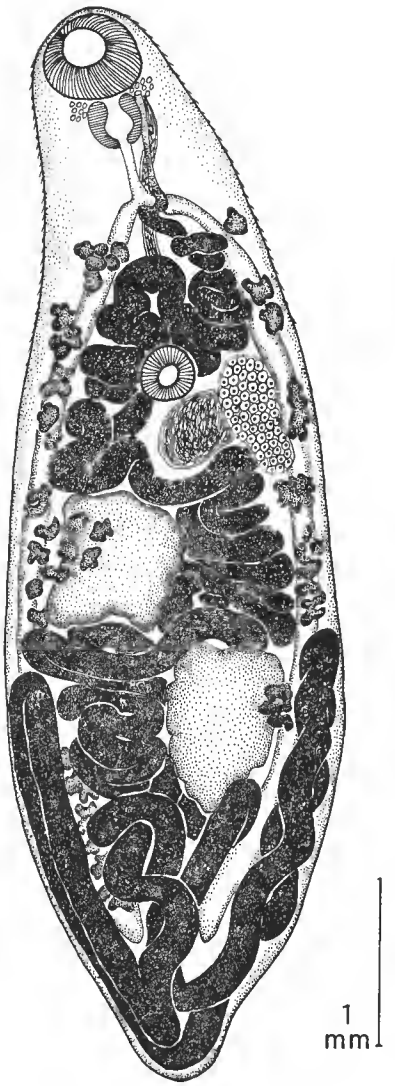


Fig. 11

Fig.12

Fig. 11. — *Haematoloechus johnsoni* Bourgat, 1977.
Fig. 12. — *Metahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964).

de Yamaguti (1971), le rejoint dans ses conclusions, mais que le genre *Parahaematoloechus* Maeder, 1973, ne peut être maintenu pour la seule raison de priorité chronologique.

Hôte, localités et fréquence : *Dicroglossus occipitalis*, Lomé, Kovié, Gadjagan, Kloto, Awagome, Katobodjo, Bassar, Kabo, Lama-Kara, Kanté (70/181). *M. exoterorchis* est associé dix fois à *H. micrurus*, deux fois à *H. johnsoni*, une fois aux deux Vers simultanément.

Mentions antérieures : Au Togo : Bourgat et Kulo (1978), Fischthal (1977) chez *D. occipitalis* à Aledjo. — En Afrique : Ghana (Rees, 1964 ; Fischthal et Thomas, 1968), Côte d'Ivoire (Maeder, 1973), Bénin (Bourgat *et al.*, 1976), Cameroun (Gassmann, 1975).

Habitat : Poumons.

Matériel examiné : 150 exemplaires montés *in toto*. La collection étudiée ici comprend les individus en cours de croissance, ce qui abaisse les dimensions moyennes. La longueur moyenne des Vers adultes atteint 8 mm environ.

Dimensions : L (mm) = 1,1 à 8,7 (moy. 4,1) ; l (mm) = 0,5 à 3,5 (moy. 1,4) ; V.O. (µm) = 158 à 504 (moy. 266) ; V.V. (µm) = 184 à 537 (moy. 301) ; V.O./V.V. = 0,7 à 1,3 (moy. 0,9).

Cycle biologique : Selon Bourgat et Kulo (1978) les sporocystes producteurs de cercaires se développent chez le Mollusque pulmoné d'eau douce *Segmentorbis kanisaensis* ; les cercaires s'enkystent chez les larves de plusieurs espèces d'Odonates isoptères.

Opisthorchiidae

Opisthorchis lomeensis Bourgat et Combes, 1975
(Fig. 13 et 14 c)

Hôte, localité et fréquence : *Aubria subsigillata*, Kovié (5/25).

Mention antérieure : Au Togo : Bourgat et Combes (1975).

Habitat : Vésicule et canaux biliaires.

Matériel examiné : 30 exemplaires montés *in toto*.

Dimensions : L (mm) = 2,6 à 4,9 (moy. 4) ; l (mm) = 0,4 à 0,8 (moy. 0,5) ; V.O. (µm) = 97 à 135 (moy. 125) ; V.V. (µm) = 103 à 175 (moy. 140) ; V.O./V.V. = 0,8 à 1 (moy. 0,9).

Cycle biologique : Inconnu.

Discussion : *O. lomeensis* reste, à ce jour, le seul Opisthorchiidae d'Amphibien, et le second parasite biliaire d'Amphibien d'Afrique après *Xenopodistomum xenopodis* Macnae, Rock et Makowski, 1973.

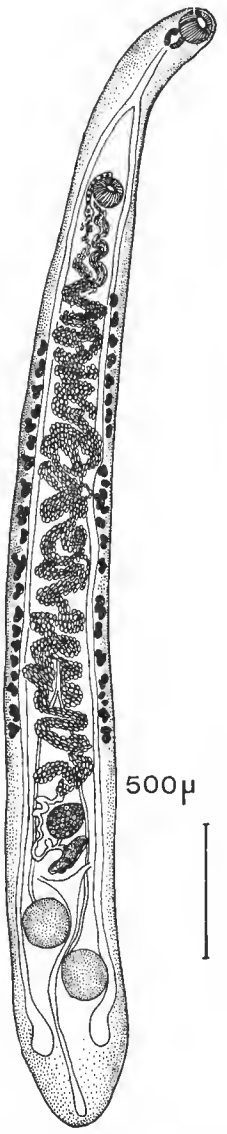


Fig. 13. — *Opisthorchis lomeensis* Bourgat et Combes, 1975.

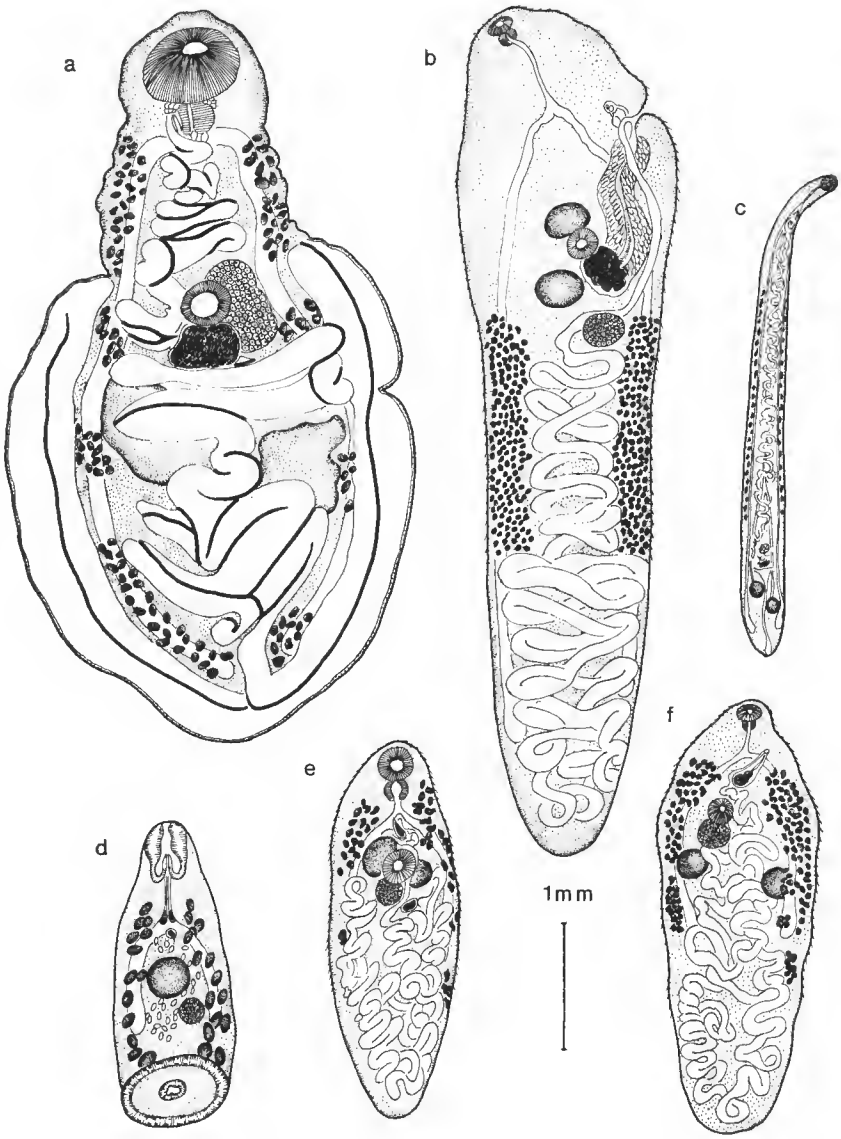


Fig. 14. — Trématodes d'Amphibiens du Togo représentés à la même échelle : a, *H. combesi* ; b, *G. africana* ; c, *O. lomeensis* ; d, *D. fischthalicus* ; e, *M. monodi* ; f, *O. rappiae*.

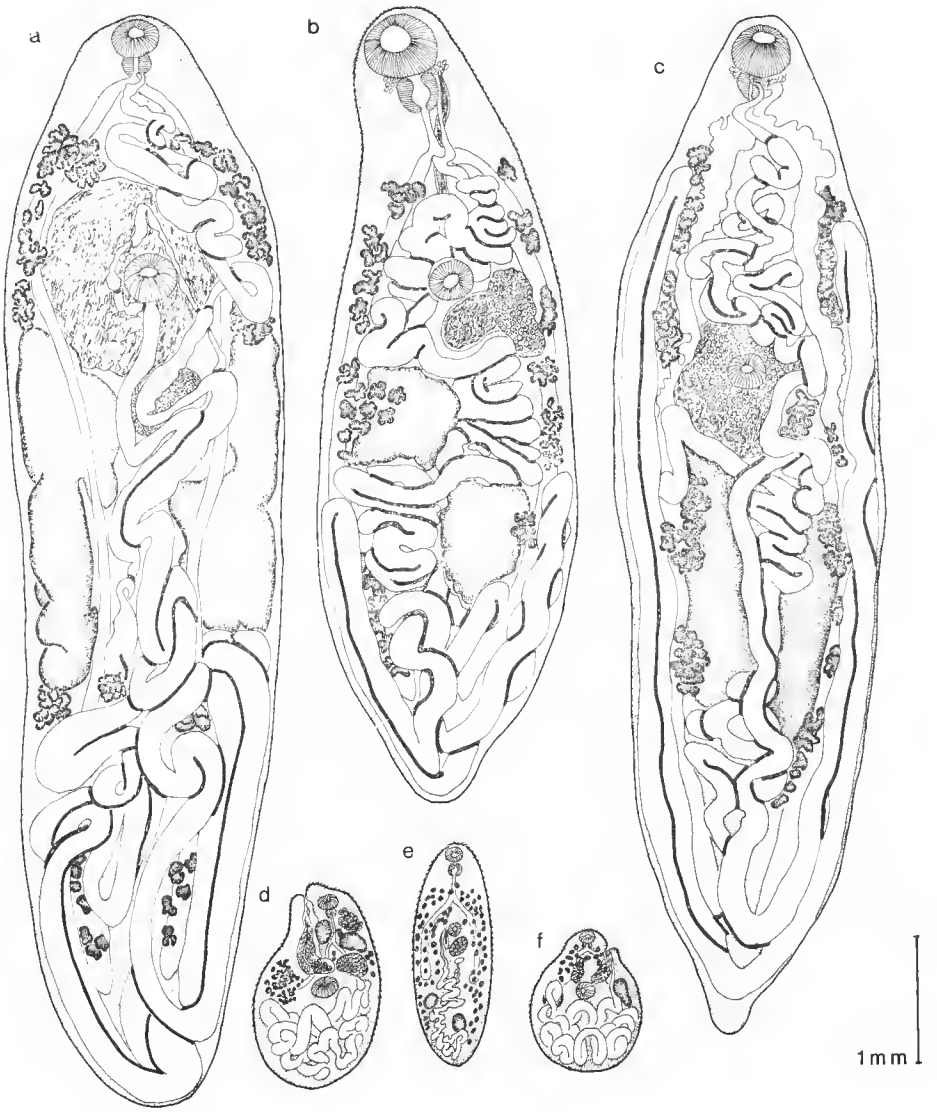


Fig. 15. — Trématodes d'Amphibiens du Togo représentés à la même échelle : a, *M. exoterorchis* ; b, *H. johnsoni* ; c, *H. micrurus* ; d, *N. exovitellosus* ; e, *M. eburnense* ; f, *P. tener*.

Conclusions

Taxonomie

Le statut de cinq espèces étudiées ici est encore un sujet de réflexion pour les auteurs de travaux récents. Maintenant, les arguments objectifs paraissent suffisants pour retenir les nominations de : *Diplodiscus fischthalicus*, *Mesocoelium monodi*, *Neoprosotocus exovitellosus*, *Metahaematoloechus exoterorchis* et *Maederia eburnense*.

Fréquence et modalité de transmission

Les deux parasites les plus fréquents : *D. fischthalicus* (11 hôtes, 15 stations) et *M. monodi* (12 hôtes, 11 stations) suivent des voies de transmission nettement opposées, à savoir : cycle entièrement aquatique avec pénétration directe de la cercaire pour le premier, cycle terrestre avec enkystement de la cercaire chez un deuxième hôte intermédiaire pour le second. L'extension de ces espèces, et leur fréquence, non seulement au Togo mais sur l'ensemble du continent, montrent que ces deux processus permettent une égale réussite dans le maintien des populations parasites.

Le deuxième type de cycle présente l'avantage de favoriser l'intrusion du parasite dans les biocénoses entièrement terrestres : *M. monodi* n'est pas exceptionnel chez les Reptiles. Le transfert d'une biocénose amphibie à une biocénose terrestre peut se produire, fortuitement, dans le cas de cycles à trois hôtes, lorsque le deuxième hôte, larve aquatique d'Insecte, parvient jusqu'à l'état adulte et conserve la métacercaire infestante. Le Ver est alors aussi bien hébergé par des Amphibiens que des Reptiles : c'est le cas de *P. tener* et de *N. exovitellosus*. Cette conquête par le Ver d'hôtes terrestres ne présente certainement qu'un intérêt démographique réduit car les chances de retour des œufs au contact des Mollusques aquatiques restent minces, et la densité de population dépend sans doute, en majeure partie, des adultes parasites d'Amphibiens.

Biogéographie

La faune des Trématodes d'Amphibiens du Togo rassemble la moitié des espèces signalées en Afrique occidentale du Sierra Leone au Cameroun. Elle se caractérise par des espèces ubiquistes, des lacunes, et des espèces endémiques.

Les espèces ubiquistes en Afrique occidentale

Huit espèces, présentes au Togo, se retrouvent de part et d'autre du couloir dahoméen : *D. fischthalicus*, *M. monodi*, *G. africana*, *M. exoterorchis*, *H. micrurus*, *O. rappiae*, *M. eburnense*, et *N. exovitellosus*. Cette dernière espèce n'est toutefois signalée que de Reptile, au Ghana. Seul, *P. tener*, présent au Togo et au Cameroun, est absent au Ghana.

Ces espèces constituent un fond permanent de Trématodes d'Amphibiens en Afrique intertropicale et, à ce titre, apportent peu d'enseignement sur les caractéristiques zoogéographiques de chaque sous-région.

Les lacunes

Quatre Trématodes présents au Cameroun sont absents au Togo : *Haematoloechus darcheni* Combes et Knoepffler, 1967, *H. ocellati* Gassmann, 1975, *Mesocoelium gabonensis* Maeder, Combes et Knoepffler, 1969, *Progonimodiscus doyeri* (Ortlepp, 1926).

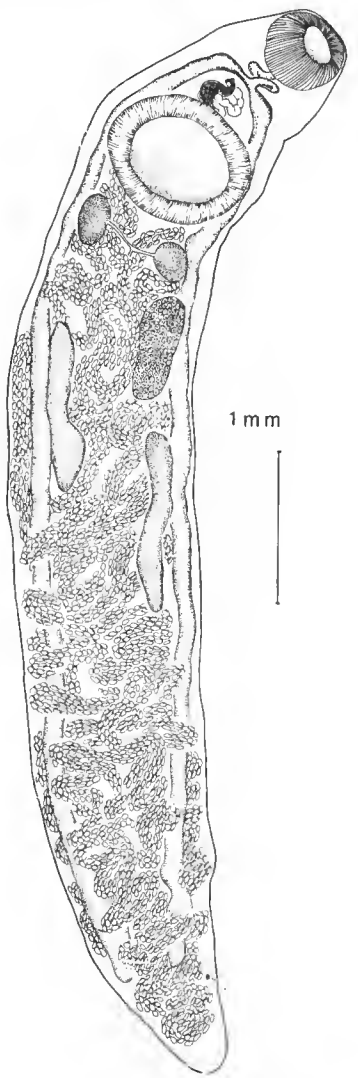


Fig. 16. — *Gorgoderina beninensis* Bourgat, Dossou et Gasc, 1976. Parasite de la vessie urinaire de *Dicroglossus occipitalis*, au Bénin.

Six Trématodes présents au Ghana, en Côte d'Ivoire et au Sierra Leone manquent au Togo : *Halipegus phrynobatrachi* Maeder, 1969, *Clinostomum hylaranae* Fischthal et Thomas, 1968, *Metaplagiorchis biloborchis* Fischthal et Thomas, 1968, *Batrachotrema petropedetis* Dollfus et Williams, 1966, *Pleurogenoides petropedatis* Williams et Coker, 1967.

De plus, *Gorgoderina beninensis* Bourgat, Dossou et Gasc, 1976 (fig. 16), et *Progonimodiscus doyeri* (Ortlepp, 1926) présents à Porto-Novo, sud-est du Bénin, ne sont pas retrouvés au Togo.

L'absence de ces espèces du territoire togolais souligne l'efficacité de l'écran que constitue entre les blocs forestiers occidentaux et orientaux la descente de la savane jusqu'au littoral océanique. Il est en effet significatif qu'aucune espèce absente du Togo ne se retrouve à la fois de part et d'autre de ce pays (le cas d'*Haematoloechus dollfusinus* demande à être réexaminé). Si l'argument de la spécificité parasitaire peut être avancé pour *H. darcheni* et *H. ocellati* dont les hôtes sont limités au bloc oriental, il n'explique plus l'interruption des aires des 8 autres Trématodes dont les hôtes définitifs franchissent le couloir dahoméen.

Après la déforestation du Pléistocène, le retour de la forêt s'est accompli à partir d'îlots de survivance, mais n'a jamais comblé la lagune togolaise. Celle-ci demeure un obstacle suffisant pour avoir interdit jusqu'à notre époque le transit ouest-est (ou inverse) à bon nombre d'espèces qui restent endémiques de l'un des deux blocs forestiers. Il va de soi qu'un tel isolement entraîne des phénomènes évolutifs distincts qui se matérialisent aujourd'hui par l'existence, à côté d'un fond d'espèces communes, d'une faune spécifique à chacun des deux blocs.

Les endémiques

L'helminthofaune de l'Amphibien *A. subsigillata* hôte d'*O. lomeensis*, est encore insuffisamment étudiée sur l'ensemble de son aire pour permettre d'affirmer qu'*O. lomeensis* est réellement endémique au Togo ; néanmoins, jusqu'à de nouvelles découvertes on doit le considérer ainsi.

H. combesi, comme les Haematoloechidae en général, est naturellement inféodé à son hôte. L'endémisme du Ver résulte donc de celui de l'hôte *C. derooi*, dont l'aire se limite à la forêt ombrophile de l'Ouest togolais. *H. combesi* représente le vicariant togolais d'*H. darcheni* Combes et Knoepffler, 1967, parasite de *Conraua crassipes* (Buchholz et Peters, 1875) des forêts méridionales du Cameroun, du Gabon et du Congo.

H. johnsoni est la troisième espèce dont l'aire ne déborde pas le Togo. Cette distribution peut s'expliquer en situant le facteur limitant au niveau des hôtes intermédiaires et non pas de l'hôte définitif puisque *D. occipitalis* est très répandu en Afrique.

En définitive, dans le contexte de l'Afrique occidentale, les Trématodes d'Amphibiens ne présentent le Togo, ni comme un ensemble interférenciel entre l'Est et l'Ouest (les Digènes des deux régions s'y juxtaposeraient), ni comme un axe d'appauvrissement (certaines espèces absentes du Togo persisteraient à la fois à l'Est et à l'Ouest), mais bien comme une zone aux caractères écologiques originaux suffisamment puissants pour défendre la jonction des deux blocs voisins et pour permettre une évolution propre de sa faune dont les espèces endémiques sont aujourd'hui les témoins.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Balozet, L., et J. Callot, 1938. — Trématodes de Tunisie. I — Trématodes de *Rana ridibunda* Pallas. *Archs Inst. Pasteur Tunis*, **27** (1) : 18-30.

Batchvarov, G., et R. Bourgat, 1974 *a*. — *Ganeo africana* (Skrjabin, 1916) Kaw, 1950, une espèce rare de Trématode parasite d'Amphibiens du Togo. *Vie Milieu*, **24** (1) sér. C : 159-162.

Batchvarov, G., et R. Bourgat, 1974 *b*. — *Haematoloechus combesi* n. sp. (Trematoda, Haematoloechidae), parasites d'Amphibiens Anoures au Togo. *Annls Parasit. hum. comp.*, **49** (3) : 337-342.

Bayssade-Dufour, Ch., J.-L. Albaret, R. Grabda-Kazubska, et S.-D. Kulo, 1978. — Étude comparée des systèmes excréteur et sensoriel de deux cercaires de *Diplodiscus* (Trematoda, Diplodiscidae) parasites d'Amphibiens européens et africains. *Annls Parasit. hum. comp.*, **53** (6) : 595-605.

Bayssade-Dufour, Ch., et R. Bourgat, 1975. — Chétotaxie de la cercaire et de la métacercaire de *Mesocoelium monodi*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 313, Zool. 220 : 853-860.

Bourgat, R., 1977. — *Haematoloechus johnsoni* n. sp. (Haematoloechidae) Trématode pulmonaire de *Dicroglossus occipitalis* (Günther) (Anura, Ranidae) au Togo. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 449, Zool. 312 : 465-469.

Bourgat, R., et C. Combes, 1975. — *Opisthorchis lomeensis* n. sp., Douve biliaire de l'Amphibien *Aubria subsigillata* au Togo. *Annls Parasit. hum. comp.*, **50** (3) : 297-301.

Bourgat, R., et C. Combes, 1977. — Sur deux Lecithodendriidae (Trematoda) d'Amphibiens du Togo. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 449, Zool. 312 : 471-476.

Bourgat, R., et C. Combes, 1979. — Sur la position taxonomique d'un Plagiorchiidae d'Amphibiens d'Afrique : proposition de *Maederia* n. gen. *Bull. Soc. neuchatelloise Sci. nat.*, **102** : 35-38.

Bourgat, R., C. Dossou, et C. Gasc, 1976. — Trématodes d'Amphibiens du Sud Bénin. Description de *Gorgoderina beninensis* n. sp. *Annls Univ. Bénin*, **2** : 63-68.

Bourgat, R., et S.-D. Kulo, 1977. — Recherches sur le cycle biologique d'un Paramphistomidae (Trematoda) d'Amphibiens en Afrique. *Annls Parasit. hum. comp.*, **52** (1) : 7-12.

Bourgat, R., et S.-D. Kulo, 1978. — Recherches sur le cycle biologique de *Metahaematoloechus exoterorchis* (Rees, 1964) au Togo. *Annls Parasit. hum. comp.*, **53** (2) : 195-200.

Bourgat, R., et S.-D. Kulo, 1979. — Cycle biologique d'*Haematoloechus johnsoni* Bourgat, 1977, (Trématode) parasite pulmonaire de *Dicroglossus occipitalis* (Günther, 1858) (Amphibien, Anoure) au Togo. *Rev. suisse Zool.*, **86** (2) : 467-472.

Combes, C., et L.-P. Knoepffler, 1967. — Parasites d'Amphibiens du Gabon, Haematoloechidae (Digenea). *Biologica Gabonica*, **3** (2) : 141-147.

Dollfus, R.-Ph., 1929. — Helmintha I. Trematoda et Acanthocephala. *Faune Colon. fr.*, **3** : 73-114.

— 1950. — Trématodes récoltés au Congo Belge par le Professeur Paul Brien (mai à août 1937). *Annls Mus. r. Congo belge*, C. Zool., sér. V, **1** : 1-136.

— 1951. — Miscellanea helminthologica maroccana. I. Quelques Trématodes, Cestodes et Acanthocéphales. *Archs Inst. Pasteur Maroc*, **4** (3) : 104-229.

Fischthal, J.-H., 1977. — Some Digenetic Trematodes of Anurans from Central and West Africa. *Revue Zool. afr.*, **91** (1) : 117-130.

Fischthal, J.-H., et J.-D. Thomas, 1968. — Digenetic Trematodes of Amphibians and Reptiles from Ghana. *Proc. helminth. Soc. Wash.*, **35** (1) : 1-15.

Gassmann, M., 1976. — Contribution à l'étude des Trématodes d'Amphibiens du Cameroun. *Annls Parasit. hum. comp.*, **50** (5) : 559-577.

Joyeux, C., 1923. — Recherches sur la faune helminthologique africaine. *Archs Inst. Pasteur Tunis*, **12** (2) : 119-167.

Joyeux, C., et J. Baer, 1928. — Recherches sur les Helminthes de l'Afrique Occidentale Française. Trématodes. *Coll. Soc. Pathol. exot.*, Monographie. 2 : 9-15.

Joyeux, C., et J. Gaud, 1945. — Recherches helminthologiques marocaines. *Archs Inst. Pasteur Maroc*, **3** (4) : 111-143.

Lamouroux, M., 1969. — Notice explicative de la carte pédologique du Togo. Paris, ORSTOM édit., 94 p.

Looss, A., 1896. — Recherches sur la faune parasitaire de l'Égypte. 1re partie. *Mém. Inst. égypt.*, **3** (1) : 1-252.

Macy, R.-W., 1964. — Life cycle of the Digenetic Trematode *Pleurogenoïdes tener* (Looss, 1898) (Lecithodendriidae). *J. Parasit.*, **50** (4) : 564-568.

Maeder, A.-M., 1969. — Trématodes de Batraciens de Côte d'Ivoire. *Revue suisse Zool.*, **76** (46) : 903-918.

— 1973. — Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte d'Ivoire. *Revue suisse Zool.*, **80** (2) : 267-322.

Maeder, A.-M., C. Combes, et L.-P. Knoepffler, 1969*a*. — Parasites d'Amphibiens du Gabon : Plagiorchiidae et Paramphistomidae (Digenea). *Biologica Gabonica*, **5** (4) : 283-288.

Maeder, A.-M., C. Combes et L.-P. Knoepffler, 1969*b*. — Parasites d'Amphibiens du Gabon : Mesocoeliidae (Digenea). Taxonomie et chorologie du genre *Mesocoelium* Odhner, 1911. *Biologica Gabonica*, **5** (4) : 289-303.

Maeder, A.-M., C. Combes et L.-P. Knoepffler, 1970*a*. — Parasites d'Amphibiens de Côte d'Ivoire : Plagiorchiidae et Mesocoeliidae (Digenea). *Biologica Gabonica*, **6** (4) : 387-393.

Maeder, A.-M., C. Combes et L.-P. Knoepffler, 1970*b*. — Parasites d'Amphibiens de la République Centrafricaine : Plagiorchiidae et Mesocoeliidae (Digenea). *Biologica Gabonica*, **6** (4) : 395-402.

Meskal, F.-H., 1970. — Trematodes of anurans from Ethiopia. *Arbok Univ. Bergen. Matematisk-naturvitenskapelig serie*, **1** : 1-73.

Murith, D., 1978. — Étude helminthologique d'un nouvel Amphibien de Côte d'Ivoire : *Bufo danielae* Perret, 1977. *Revue suisse Zool., sous presse.*

Rees, G., 1964. — Two new species of the genus *Haematoloechus* (Digenea : Plagiorchiidae) from *Rana occipitalis* (Günther) in Ghana. *Parasitology*, **54** : 345-368.

Salami-Cadoux, M.-L., et R. De Grégorio, 1976. — Présence de *Diplodiscus subclavatus* au Togo. Considérations sur le genre *Diplodiscus* (Digenea, Paramphistomidae) en Afrique et à Madagascar. *Bull. Inst. fond. Afr. noire.*, sér., A, **38** (4) : 785-796.

Saoud, F.-A., 1964. — On some Digenetic Trematodes (*Mesocoelium* sp.) from Amphibia and Reptilia of Cameroons. *J. Helminth.*, **38** (3/4) : 291-302.

Skrjabin, K.-I., 1916. — Parasitic trematodes and nematodes collected by the expedition of Prof. V. Dogiel and I. Sokolov in British East Africa. Sci. Résults Zool. Expéd. British E. Africa and Uganda by Prof. V. Dogiel and I. Sokolov (1914), 1 : 1-157.

Srivastava, H.-D., 1934. — On new trematodes of frogs and fishes of the United Provinces, India. Part IV. *Proc. Acad. Sci. un. Prov.*, **4** : 113-119.

Szidat, L., 1932. — Parasiten aus Liberia und Französischen Guinea. II Teil. Trematoden. *Z. ParasitKde.*, **4** : 506-521.

THOMAS, J.-D., 1965. — The anatomy, life history and size allometry of *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929. *J. Zoology*, **146** : 413-446.

VERCAMMEN-GRANDJEAN, P.-H., 1960. — Les Trématodes du Lac Kivu Sud. (*Vermes*). *Annls Mus. r. Afr. cent.*, Tervuren, Nlle sér., Sc. Zool., **5** : 1-171.

YAMAGUTI, S., 1971. — Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Tokyo, Keigaku publishing Co., I : 1074 p. ; II : 349 p.

Manuscrit déposé le 28 février 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section A, nº 3 : 625-641.

Stemmiulides (Myriapoda-Diplopoda) nouveaux et peu connus d'Afrique et d'Amérique

par Jean-Paul Mauriès *

Résumé. — Description de cinq espèces nouvelles de Stemmiulida collectées au Sénégal (1), en Sierra Leone (1), au Costa Rica (1) et en Ecuador (2). Caractères de la femelle de *Diopsiulus furcosus* Dem. (Sierra Leone). *Diopsiulus calvus* Cook (Liberia et mont Nimba) est signalé de République de Guinée.

Remarques sur la validité des caractères utilisés habituellement pour définir les genres de Stemmiulida : ces caractères sont très labiles (infimes détails de la sculpture des pleurotergites ou de la structure des sternites !) et ne sont plus utilisés aujourd'hui chez tous les autres sous-ordres de Diplopodes. Toutefois, l'auteur les conserve encore dans ce travail, non parce qu'ils permettent d'observer un vague parallélisme avec la répartition géographique, mais parce que les structures sexuelles des mâles (gonopodes) sont très uniformes et encore trop insuffisamment connues pour permettre de proposer de nouvelles divisions génériques. Les structures sexuelles des femelles (vulves) sont peut-être plus prometteuses mais sont encore inconnues chez un trop grand nombre d'espèces.

Abstract. — This article describes five new species of Stemmiulida collected in Senegal (1), Sierra Leone (1), Costa Rica (1) and Ecuador (2). It also considers the characters of the female *Diopsiulus furcosus* Dem. (Sierra Leone) and draws attention to the presence of *Diopsiulus calvus* Cook (Liberia and Nimba Mts) in the Republic of Guinea.

The author discusses the validity of the characters ordinarly used in defining the different genera of Stemmiulida. These characters are extremely unstable (e. g. minute details of pleuroterga sculpturing or sternit structure !). Nowadays, homologous characters are no longer used in any other milliped suborder. The author, however, has preferred to retain them for this present study, no because these characters correspond vaguely to geographical distribution, but because the sexual structures of the male are quite uniform and, for the present, do not permit new generic divisions. It would seem that female structures offer more possibilities, but they are still unknown for too great a number of species.

Diopsiulus gilloni n. sp.

Loc. typ. : Sénégal, arrondissement de N'Doffane, Station agricole expérimentale de Darou (IRHO), 6-14.VIII.1974, leg. Y. Gillon, 1 ♂ holotype, 1 ♀ paratype — 4-5.VIII.1974, leg. Y. Gillon, 1 ♀ paratype — 7.X.1976, leg. Y. Gillon, 4 ♀ j., 1 j. — Même loc., jachère de 4 ans, arbre sur termitière, 19.X.1972, leg. Demange & Mauriès, 3 ♀. Ce matériel est déposé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

* *Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.*

Caractères morphologiques externes

Coloration générale brun clair ; alternance de bandes circulaires brun clair et blanc jaunâtre : les brunes correspondent à la partie postérieure des prozonites et à la partie antérieure des métazonites tandis que les jaunes correspondent à la partie postérieure des métazonites. Ventre et pattes pâles. Antennes et partie postérieure de la capsule céphalique bruns.

Mensurations

	Nb. d'anneaux/ nb. d'apodes	Longueur (en mm)	Diamètre vertical (en mm)
♂ holotype	47/2	28	2
♀ topotype	48/2	20	1,9
♀	44 + ?/?	?	2,4
♀ ♀ j	45/2	15	1,4
♀ ♀ j	45/2	17	1,6
♀ ♀ j	43/3	14	1,4
♀ ♀ j	44/4	14	1,4
j	35/3	7	0,6
♀	50/2	28	2
♀ ♀	?	?	2,1
♀	?	?	2,1

Capsule céphalique régulièrement arrondie, à pilosité modérée (voir la chaetotaxie faciale figure 1) ; œil bi-ocellé : ocelle postérieur 1,4 fois plus large que l'antérieur ; antennes de longueur médiocre (environ 1/10 de celle du corps), à massue antennaire trois fois plus longue que large.

Anneaux : stries métatergales obliques ne touchant la ligne médio-dorsale qu'à partir du 11e anneau ; sillon zonital (z, fig. 2) très labile. Sur le bord antérieur des premiers anneaux (collum excepté) on note l'existence de deux paires de fortes échancrures (e) situées l'une dorsalement de part et d'autre du plan sagittal, l'autre latéro-ventralement juste au-dessus du sillon pleuro-tergal (fig. 2 et 3) ; ces échancrures, qui correspondent à des emplacements d'insertions musculaires sont surtout bien marquées sur les anneaux IV à VIII et vont en s'atténuant vers l'avant (très faibles sur l'anneau III) et vers l'arrière (plus de traces vers l'anneau XV).

Pygidium : 2 + 2 bâtonnets sétigères.

Caractères sexuels ♂

P. 2 (fig. 6) à coxite relativement petit, subcarré ; télopodite bi-articulé, grêle, l'article basal très long et droit, 2,5 fois plus long que le distal.

P. 8 (gonopodes, fig. 7 et 8) du type C [1], c'est-à-dire de la constitution la plus fré-

1. Voir Demange et Mauriès, 1975*b* (p. 9), tableau de caractérisation des Stemmiulides africains. Manquent dans ce tableau *Diopsiulus aoutii* et *albicollis* Dem. & Mau., 1975*a*.

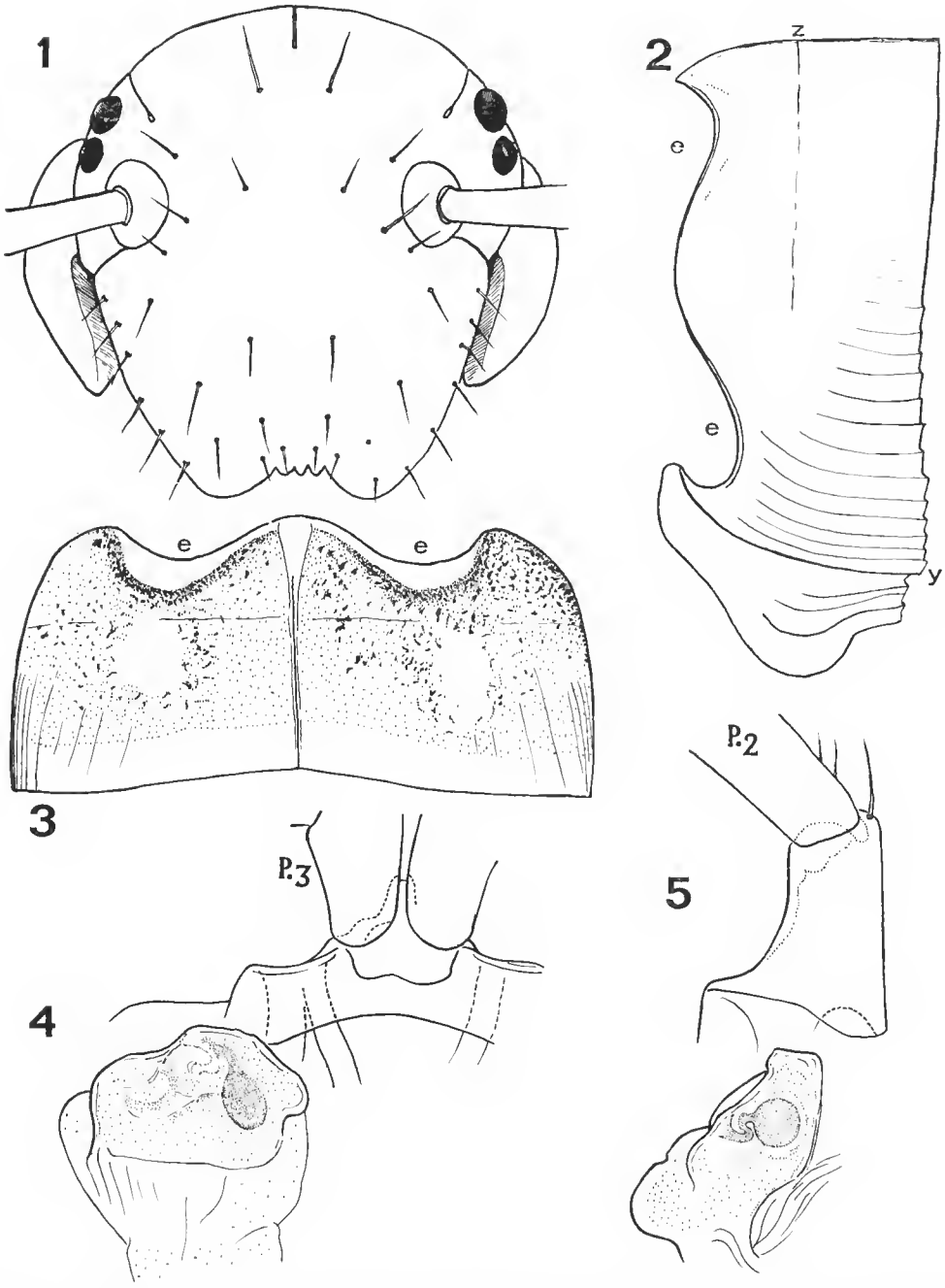


Fig. 1-5. — *Diopsiulus gilloni* n. sp., ♂ holotype et ♀ paratypes : 1, face du ♂ ; 2, 7e anneau isolé, vue latérale ; 3, le même, vue dorsale ; 4, vue orale d'une vulve et des P. 3 d'une ♀ ; 5, vue caudale d'une vulve et des P. 2 chez une autre ♀.

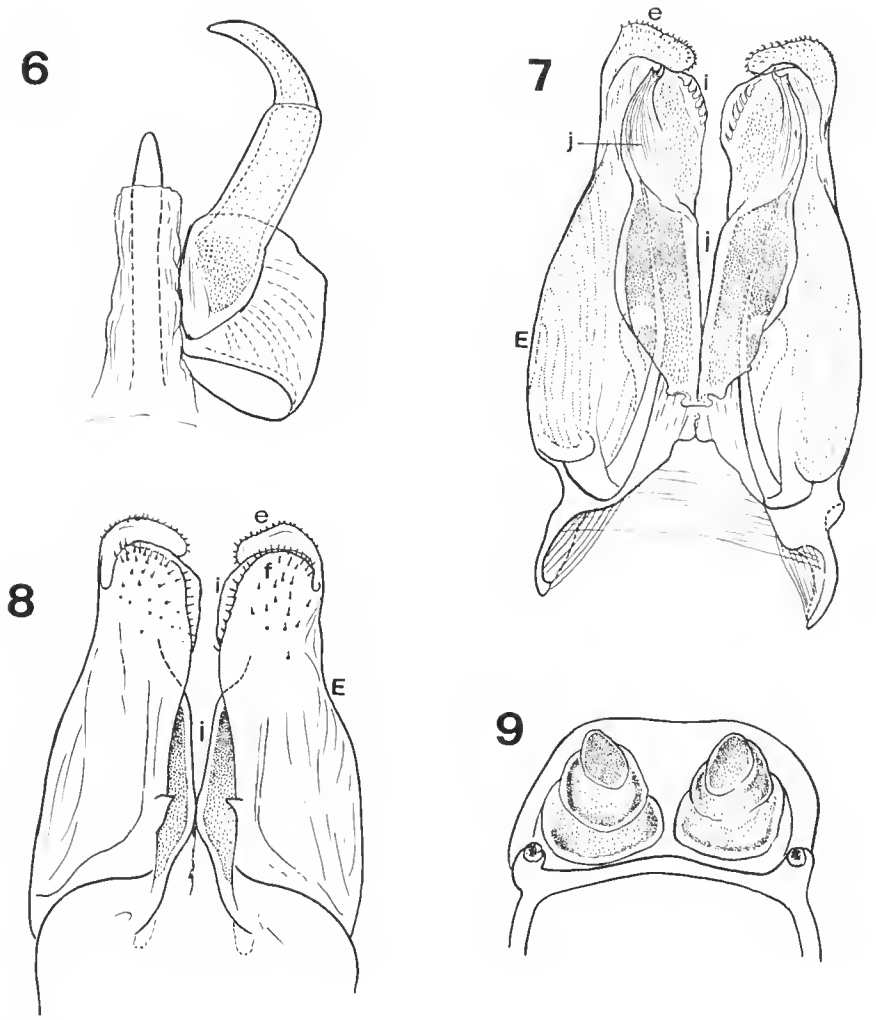


Fig. 6-9. — *Diopsiulus gilloni* n. sp., ♂ holotype : 6, P. 2 vue caudale ; 7, P. 8 (gonopodes) vue caudale ; 8, les mêmes en vue orale ; 9, P. 9 (paragonopodes).

quente : une paire de feuillets parasagittaux (colpocoxites I) flanqués chacun antéro-latéralement de feuillets externes (angiocoxites E) non divisés ; les feuillets colpocoxaux internes ne sont pas soudés sagittalement en un syncolpocoxite et chacun est très étroitement appliqué à l'angiocoxite correspondant ; l'angle distal interne (i) des colpocoxites est arrondi, renflé et lamelleux et laisse voir en vue caudale par transparence la pilosité de l'angiocoxite ; la partie externe (j), plus réfringente, contient l'extrémité du flagelle. Les angiocoxites se signalent par la présence d'un crochet distal (e) arqué vers l'intérieur et

couvert de fines spinulations, ainsi que par la présence en vue orale d'un lobe arrondi (f) pileux qui masque presque entièrement la partie distale (i) du colpocoxite.

P. 9 (paragonopodes, fig. 9) à télopodites en moignons tri-articulés.

Caractères sexuels ♀

Les figures 4 et 5 montrent les vulves observées sur deux femelles, l'une (fig. 4) en vue orale, l'autre (fig. 5) en vue caudale ; à noter que les angles de vue ne sont pas comparables ; la forme de la vulve est très simple, plus large que haute, avec un sac apodématique ovoïde. A noter également l'absence de réceptacles séminaux extra-vulvaires.

Affinités

Cette nouvelle espèce a déjà été signalée (Demange et Mauriès, 1976) sous le nom de *Diopsiulus* sp., en raison de la nouveauté du genre au Sénégal, station la plus septentrionale en Afrique. L'espèce la plus proche géographiquement (Guinée-Bissau) et du point de vue morphologique (gonopodes exclus) est *Diopsiulus latens* Silvestri, 1916.

Si l'on parcourt le tableau de caractérisation des Stemmiulides africains publié *in* Demange et Mauriès, 1975*b*, on s'aperçoit que les gonopodes de *D. latens* sont du type B, et que seules, avec la nouvelle espèce *gilloni*, deux autres espèces possèdent à la fois des gonopodes du type C, 2 + 2 ocelles, 2 + 2 bâtonnets sétigères et le même type de coloration simple ; il s'agit de *pullulus* et *nimbanus* Dem. et Mau., 1975, qui se distinguent néanmoins de la nouvelle espèce par les gonopodes.

Diopsiulus schioetzae n. sp.

Loc. typ. : Sierra Leone, Freetown, Fourah Bay College, 9.V.1965, coll. Vibeke Schiøtz, 1 ♂ holotype, déposé au Zoologisk Museum de Copenhague.

Caractères morphologiques externes

Le mâle unique est amputé de sa tête et des tous premiers anneaux, 7 probablement. Nombre probable d'anneaux : 50 ; 2 apodes. Longueur probable : 27 mm ; diamètre vertical : 2,8 mm.

Coloration brune sur la moitié dorsale, crème sur la moitié ventrale, avec une ligne médiodorsale assez large et claire ; les côtés de la zone dorsale brune sont marqués sur chaque anneau et de chaque côté par deux petites macules plus claires situées au niveau du pore : une antérieure et une postérieure plus petite. La tête et les premiers anneaux manquant, on ne peut dire si cette espèce appartient au type de coloration 2 ou au type 5 (cf. Demange et Mauriès, 1975*b*).

Sillon zonital très fin. Pore répugnatoire situé un peu en avant de la moitié du métazonite. Stries obliques fines et nettes, au nombre d'une vingtaine, plus espacées dorsalement, et effacées au contact du sillon dorso-médian sur les 15 premiers anneaux.

Valves anales couvertes de soies éparses, avec un rang postérieur submarginal de 12. 2 + 2 bâtonnets sétigères.

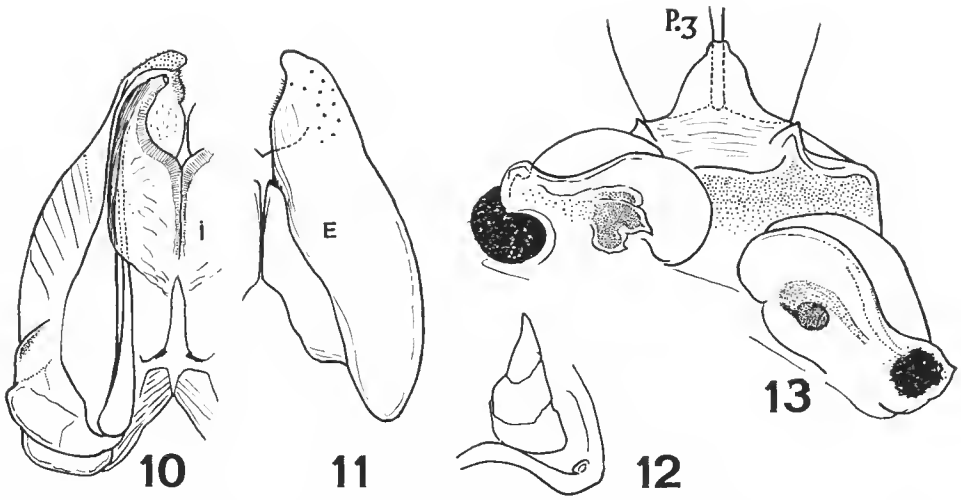


Fig. 10-13. — *Diopsiulus* de Sierra Leone : 10, *Diopsiulus schioetzae* n. sp., ♂ holotype, P. 8 (gonopodes) en vue caudale ; 11, les mêmes en vue orale ; 12, P. 9 (paragonopodes) ; 13, *Diopsiulus furcosus* Dem., ♀, vulves et P. 3 en vue orale.

Caractères sexuels ♂

Gonopodes (fig. 10 et 11) appartenant au même type (C) que l'espèce précédente. Les feuillets internes (colpocoxites I) ne masquent les flagelles qu'à mi-hauteur environ du gonopode et s'amincissent distalement en une corne arquée vers l'intérieur. Les feuillets externes (angiocoxites E) forment chacun une large lame simple dont l'extrémité en angle émoussé forme un petit auvent au-dessus du colpocoxite.

Paragonopodes (fig. 12) à moignons télopodiaux tri-articulés, assez allongés et acuminés à l'apex.

Affinités

Par la simplicité de ses gonopodes, cette nouvelle espèce se place au voisinage de *D. verus* Silv., 1916 (Ghana), *D. regressus* Silv., 1916 (Guinée), *D. tremblayi* et *D. keoulentanus* Dem. & Mau., 1975 (mont Nimba).

Diopsiulus calvus Cook, 1895

Loc. : Guinée, N'Zérékoré, 16-22.III.1950, 1 ♂ (Galathea St. nº L. 59), Zoologisk Museum de Copenhague.

Cette belle espèce n'était encore connue que du Libéria (Cook, 1895) et du mont Nimba (Demange et Mauriès, 1975*b*) ; cette nouvelle station est toute proche de la frontière guinéo-libérienne.

Diopsiulus furcosus Demange, 1971

Loc. : Sierra Leone, Freetown, Fourah Bay College, 9.V.1963, coll. V. Schiøtz, 3 ♂, 10 ♀. — Même loc., 22.VI.1963, même coll., 1 ♀. — Sierra Leone, monts Loma, 12.VI.1963, même coll., 2 ♂, 9 ♀. Tout ce matériel est au Zoologisk Museum de Copenhague.

Cette espèce, connue jusqu'à ce jour seulement des monts Loma, existe donc également dans la zone côtière et doit être relativement commune en Sierra Leone. Nous donnons (fig. 13) une figuration des vulves d'une femelle des monts Loma.

Prostemmiulus loomisi n. sp. [1]

Loc. typ. : Costa Rica, Departamento Heredia, Finca la Selva, près de Puerto Viejo, VIII.1976, coll. Prassede Calabi, 1 ♂ holotype, 1 ♀ paratype (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris) et 3 ♀ paratypes (Field Museum of Natural History, Chicago).

Caractères morphologiques externes

Coloration uniforme brune ; tête, antennes, dos et pygidium plus foncés, pattes et ventre plus clairs. 2 + 1 + 2 petites taches marbrées dorsales : la médiane dorsale est dans le prozonite ; les deux autres sont sur les flancs des métazonites, l'une au niveau du pore, l'autre un peu plus bas, à mi-hauteur des flancs.

Mensurations

	Nb. d'anneaux/ nb. d'apodes	Longueur (en mm)	Largeur (en mm)	Diamètre vertical
♂ holotype	48/3	20	1,5	1,7
♀	48/2	30	2,3	2,5
♀	48/3	23	1,8	2
♀ j	45/2	17	1,3	1,4
♀ j	44/2	19	1,4	1,6

Capsule céphalique à 2 + 2 ocelles ; dans chaque œil, l'ocelle postérieur a un diamètre 1,5 fois plus grand que celui de l'antérieur (fig. 14). Labre tridenté.

Anneaux moyens : striation oblique des métazonites limitée à la partie ventrale des flancs sur les anneaux antérieurs et moyens, remontant progressivement mais n'atteignant le sillon dorso-médian que dans le tiers postérieur du corps. La zone pleurale n'est pas dis-

1. A la mémoire de Harold F. Loomis (1896-1976) qui a grandement contribué à notre connaissance de ces formes centraméricaines.

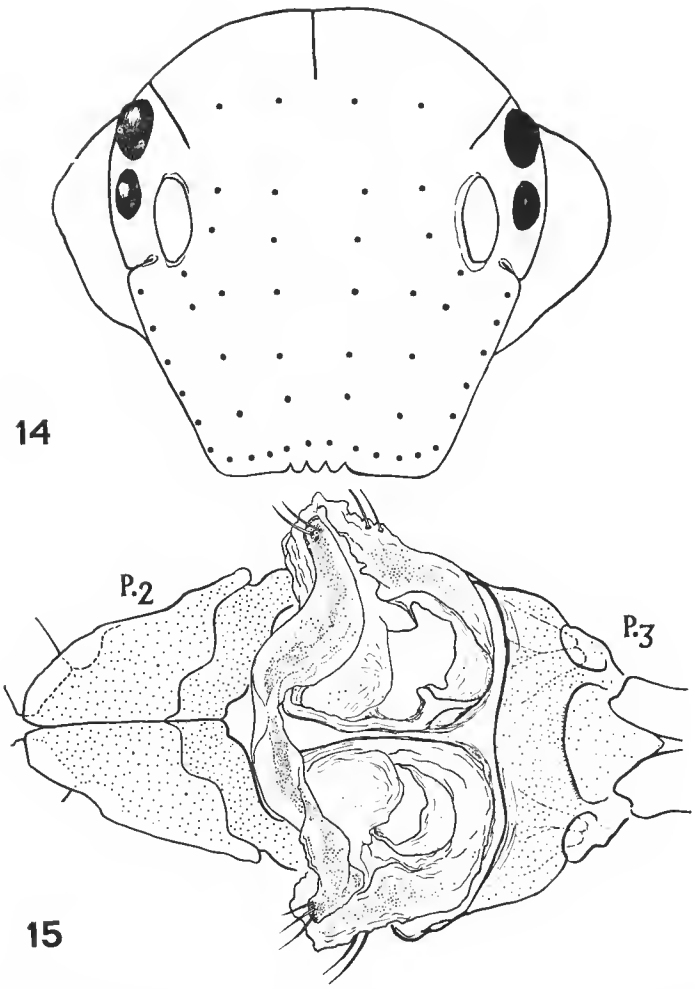


Fig. 14-15. — *Prostemmiulus loomisi* n. sp. : 14, face du ♂ holotype ; 15, vulves d'une ♀ paratype en vue distale, P. 2 et P. 3 écartés.

tinete de la partie tergale (type *Prostemmiulus-Stemmiulus*) ; on note eependant une ébauehe d'ineisure à ee niveau.

Pygidium : 3 + 3 bâtonnets sétigères.

Caractères sexuels ♂

P. 1 (fig. 16) à télopodites 5-artieulés.

P. 2 (fig. 17 et 18) : eoxosternite présentant de part et d'autre du plan sagittal deux lobes arrondis, un externe (e) et un paramédian oral (f) ; télopodite (t) remarquablement robuste.

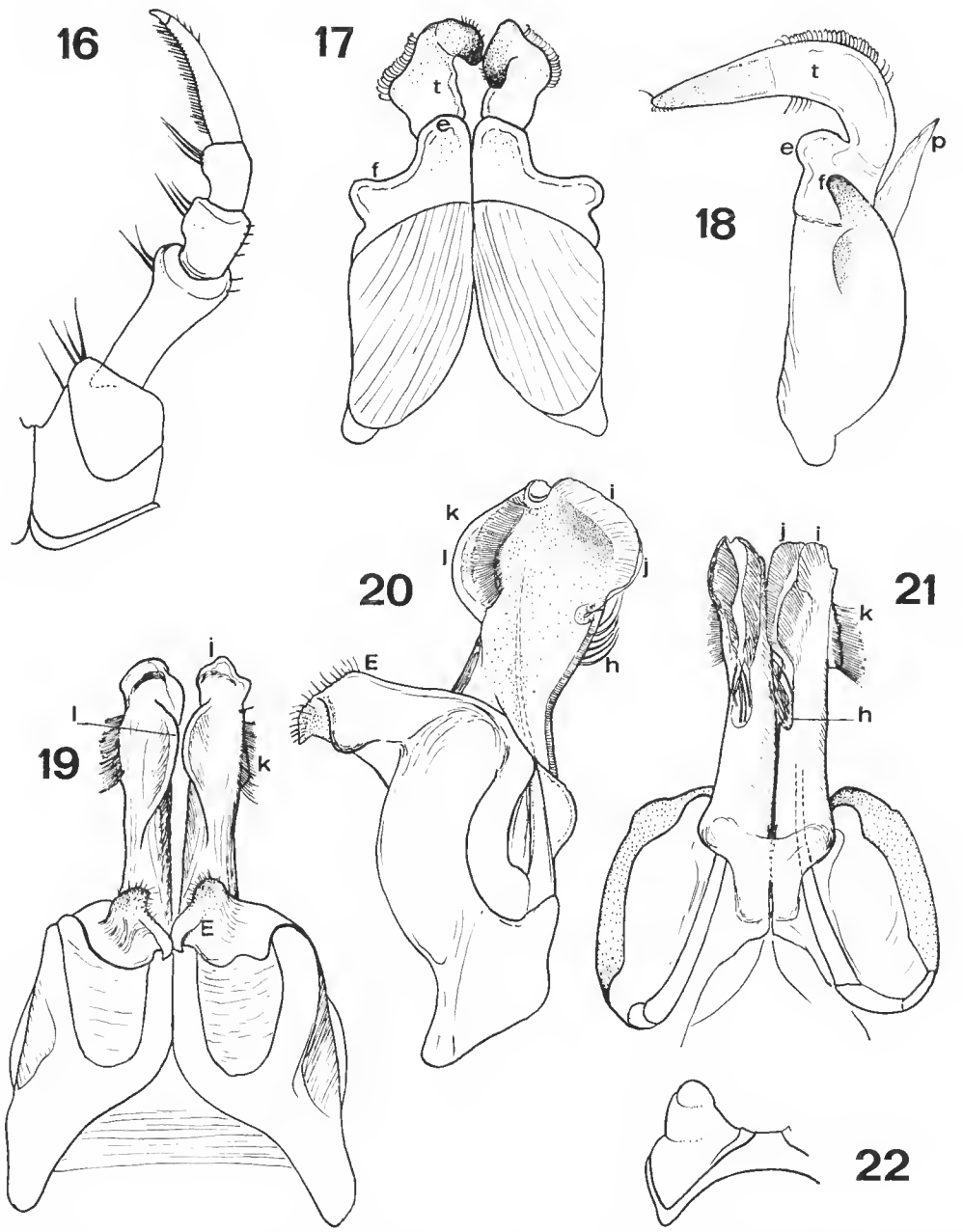


Fig. 16-22. — *Prostemmiulus loomisi* n. sp., ♂ holotype : 16, P. 1 ; 17, P. 2, vue orale ; 18, le même, vue latérale ; 19, P. 8 (gonopodes) en vue orale ; 20, les mêmes en vue latérale ; 21, les mêmes en vue caudale ; 22, P. 9 (paragonopodes).

P. 8 (gonopodes, fig. 19-21) d'un aspect tout à fait inhabituel chez les Stemmiulides en raison de la position, couchée vers l'avant, des feuillets externes, angiocoxaux (E) ; les feuillets internes (I) restent seuls en position érigée et constituent chacun une hampe robuste et droite dont la moitié distale s'orne de trois formations lamellaires qui s'élargissent en palette (en vue latérale). Deux de ces trois formations lamellaires, (i) et (j), sont postérieures, rapprochées l'une de l'autre et subparallèles, leur intervalle formant un couloir qui prolonge distalement une petite cavité (h) du bord caudal dans laquelle prennent naissance une demi-douzaine de soies. La troisième lame, antérieure (l), n'apparaît que comme un renflement postérieur de la hampe elle-même. Il faut signaler la présence, sur la face postérieure mais vers l'extérieur, d'une crête longitudinale (k) garnie de nombreuses soies assez longues serrées en peigne.

P. 9 (paragonopodes, fig. 22) à télopodite en moignons tri-articulés.

Caractères sexuels ♀

La figure 15 montre les vulves en vue distale, P. 2 et P. 3 écartées. On notera l'absence de tout appareil ou réceptacle extra-vulvaire et la soudure des opercules en une large pièce impaire.

Affinités

Deux espèces de Stemmiulides sont connues de Costa Rica : *Prostemmiulus tristani* et *P. picadoi* Silvestri, 1916. Cette dernière, récoltée sur des Broméliacées épiphytes, n'est malheureusement connue que par la femelle et les caractères donnés par Silvestri ne peuvent permettre d'établir son statut par rapport à la nouvelle espèce.

C'est par ses gonopodes que *P. loomisi* se distingue très facilement non seulement de *P. tristani*, mais aussi de ses congénères et même de toutes les espèces de Stemmiulides. Cependant, nous ne croyons pas devoir créer pour elle un genre nouveau car, si l'aspect de ces gonopodes est vraiment particulier, leur construction générale ne s'écarte guère du type le plus fréquent chez les Stemmiulides ; le cas présent n'est pas comparable à celui de *Scoliogmus* qui, si on en juge par les figures de Loomis (1941), semble présenter, outre certaines structures spéciales de la morphologie externe, des gonopodes construits différemment du type banal.

Stemmiulus malkini n. sp.

Loc. typ. : Ecuador, Departamento Pichincha, 12 km à l'ouest de Santo Domingo de los Colorados, altitude 500 m, dans la forêt humide, 7.IV.1971, coll. Borys Malkin, 1 ♂ jeune, 1 ♀ paratypes (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris), 1 ♂ holotype, 4 ♀ paratypes (Field Museum of Natural History, Chicago).

Caractères morphologiques externes

Coloration : tête, antennes, collum, premiers anneaux, moitié dorsale des anneaux moyens et pygidium de teinte brune assez foncée, avec une fine ligne claire médio-dorsale et une petite tache claire au niveau de chaque pore répugnatoire. Moitié ventrale des anneaux

moyens et pattes de teinte blanchâtre. Les différences de pigmentation entre moitié dorsale et moitié ventrale sont nettement délimitées en une ligne régulière qui passe à peu près au milieu des flancs, nettement au-dessous des pores.

Mensurations

	Nb. d'anneaux/ nb. d'apodes	Longueur (en mm)	Diamètre vertical (en mm)
♂ holotype	53/2	30	2,6
♂ j	48/3	26	2,1
♀	52/2	36	3,1
♀	50/2	29	2,1
♀	51/2	22 [1]	2,5
♀	48/3	21	2,1
♀ j	45/3	16	1,8

Tête : la figure 23 schématise l'emplacement des soies de la face ; œil uni-ocellé. Anneaux moyens : striation métazonitale oblique visible dorsalement à partir du 10e anneau mais ne touchant le sillon dorso-médian qu'à partir du 20e.

Pygidium à 3 + 3 bâtonnets sétigères.

Caractères sexuels ♂

P. 2 comme sur la figure 25 ; à noter la présence de soies plumeuses sur la partie distale des coxosternites.

P. 3 à préfémur et fémur seulement légèrement renflés et uncus réduit.

P. 8 (gonopodes, fig. 26 et 27) à feuillets externes (angiocoxaux E) montrant un lobe érigé (e) apical arrondi au sommet, densément couvert de fines et courtes soies et flanqué latéralement, dans le tiers apical, d'une lame triangulaire (d). Les feuillets colpocoxaux internes (K) sont creusés caudalement d'une concavité (k) subapicale dans laquelle vient déboucher la gouttière porte-flagelle, et au-dessus de laquelle apparaît un petit prolongement érigé (j).

P. 9 (paragonopodes, fig. 28) à moignons télopodiaux tri-articulés.

Caractères sexuels ♀

Vulves tout à fait remarquables par la présence d'organes extravulvaires, postérieurs à la vulve, étroitement liés aux sternites des P. 3 (fig. 24), et qui sont des réceptacles comparables à ceux observés pour la première fois chez des espèces colombiennes du genre *Stemmiulus* par Carl (1914). Ils apparaissent ici comme des organites sphériques enfermés chacun entre la vulve correspondante et une paroi infrasternale qui paraît être annexe à la poche trachéenne.

1. Anneaux très télescopés.

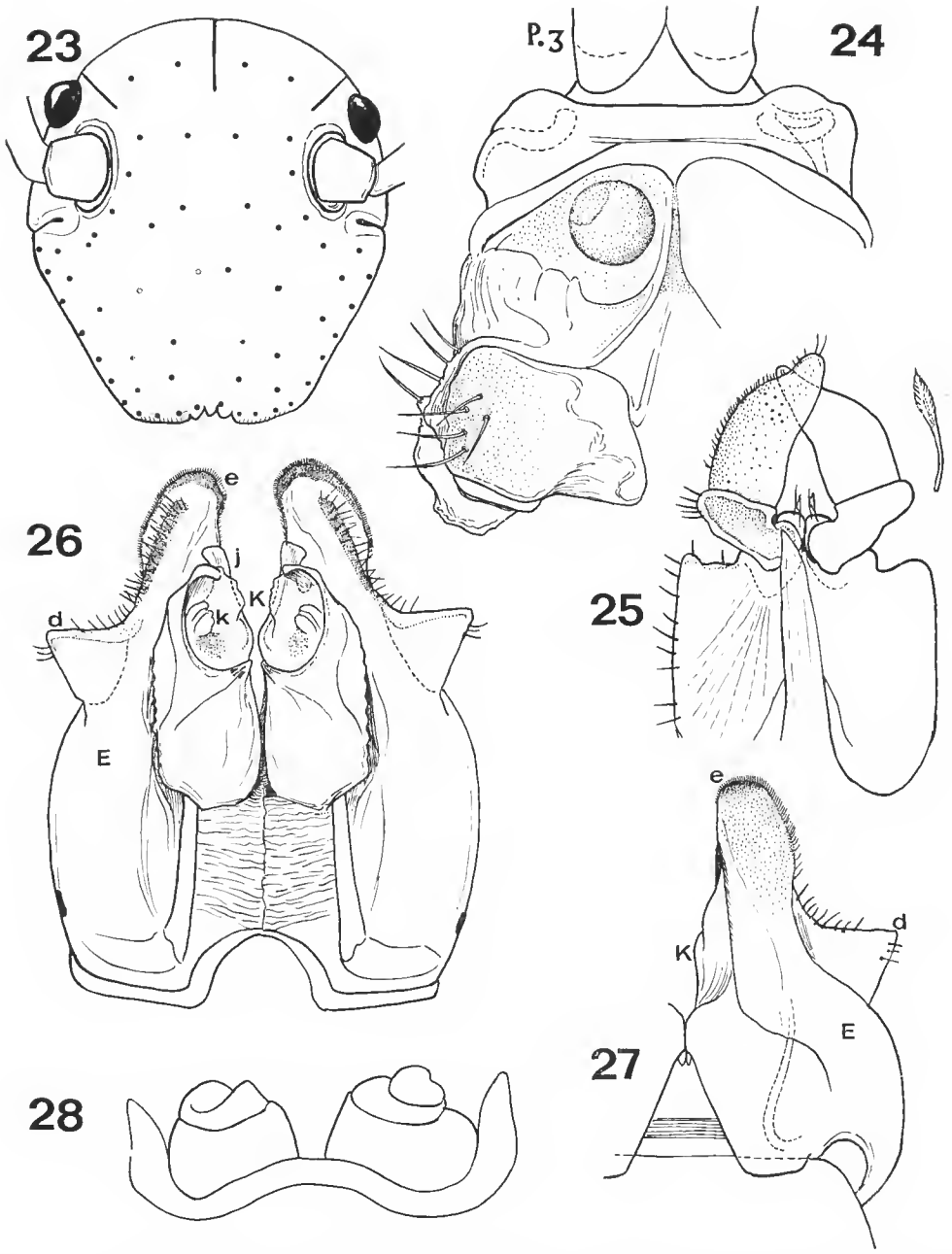


Fig. 23-27. — *Stemmiulus malkini* n. sp., ♂ holotype et ♀ paratype : 23, face du ♂ ; 24, P. 3 et vulve d'une ♀, en vue orale ; 25, P. 2 ♂, en vue caudale ; 26, P. 8 ♂ (gonopodes) en vue caudale ; 27, les mêmes en vue orale ; 28, P. 9 ♂ (paragonopodes).

Stemmiulus pallicollis n. sp.

Loc. typ. : Ecuador, Departamento Pichuncha, 12 km à l'ouest de Santo Domingo de los Colorados, altitude 500 m, dans la forêt humide, 7.IV.1971, coll. Borys Malkin. 1 ♂, 1 ♀ paratypes (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris) 1 ♂ holotype, 2 ♂, 6 ♀ paratypes (Field Museum of Natural History, Chicago).

Cette espèce a été récoltée avec la précédente (couple d'espèces) ; ses gonopodes ne sont pas très différents, ni d'ailleurs les caractères concernant la taille, le nombre d'anneaux et la chaetotaxie faciale (fig. 29) ; la striation métazonitale est identique, de même que le nombre de bâtonnets sétigères pygidiaux ; en revanche, la pigmentation est bien différente.

Caractères morphologiques externes

Mensurations

	Nb. d'anneaux/ nb. d'apodes	Longueur (en mm)	Diamètre vertical (en mm)
♂ holotype	51/2	29	2
♂	51/2	28	1,9
♂	51/3	28	1,7
♂	51/3	26	2
♀	50/2	33	2,1
♀	51/2	29,5	2
♀	51/2	29	2,2
♀	51/2	28	1,8
♀	48/3	24	1,8
♀	48/3	24	1,8
♀	48/3	22	1,7

Coloration générale brun pâle, sauf la partie dorsale de la capsule céphalique et les antennes dont la teinte brun foncé contraste avec la teinte blanchâtre du collum et des (un ou deux) premiers anneaux suivants. Le dos est parcouru par une assez large bande longitudinale brune partagée médialement par une mince ligne claire. On peut observer chez presque tous les individus, sur les flancs et sur chaque anneau, un alignement transverse de petites taches pigmentées situées chacune dans une interstrie, tout contre et en arrière du sillon zonital.

Caractères sexuels ♂ (fig. 31-34)

Très voisins de ceux de l'espèce précédente ; on notera toutefois aux gonopodes, le moindre allongement de la partie distale (e) de l'angiocoxite.

Caractères sexuels ♀

Comme le montre la figure 30, les réceptacles apparaissent ici sous une forme différente de ceux de l'espèce précédente : en urne ovoïde et non en sphère.

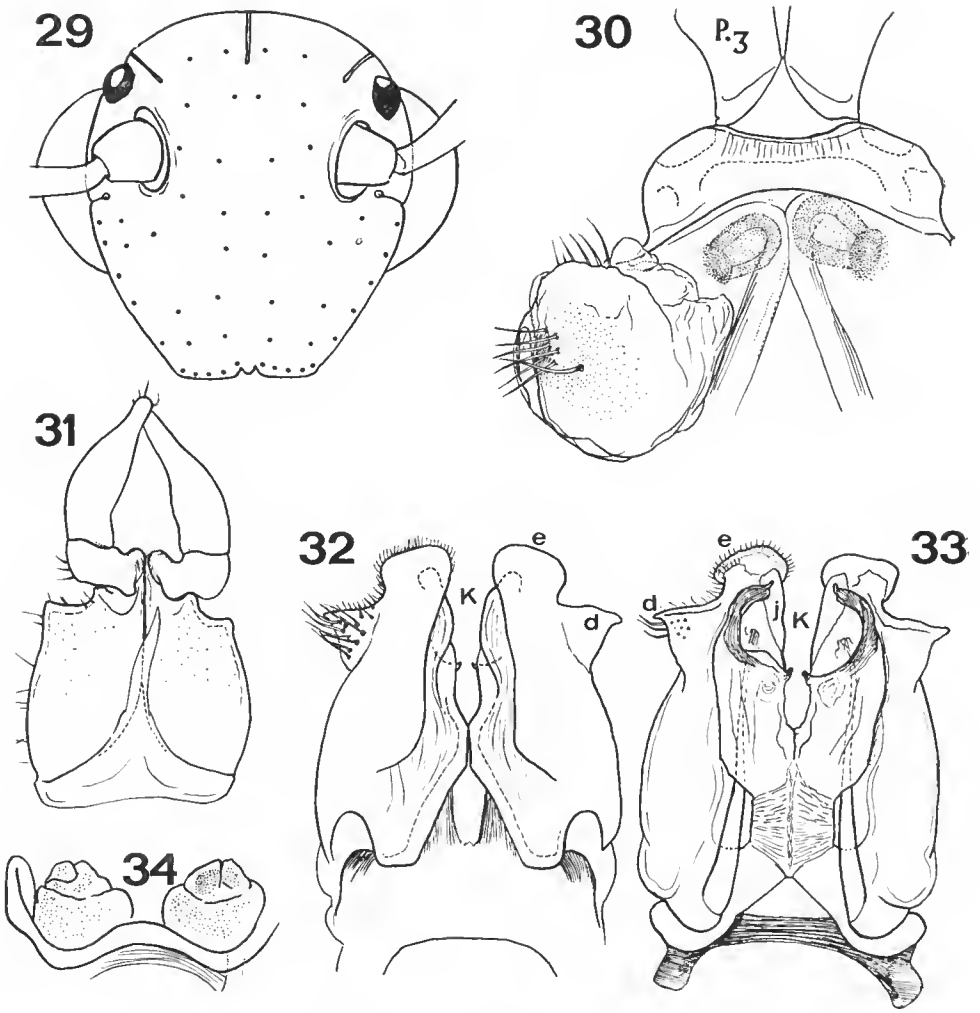


Fig. 29-33. *Stemmiulus pallicollis* n. sp., ♂ holotype et ♀ paratype : 29, face du ♂ ; 30, P. 3 et vulve d'une ♀, en vue orale ; 31, P. 2 ♂, vue caudale ; 32, P. 8 ♂ (gonopodes) en vue orale ; 33, les mêmes, vue caudale ; 34, P. 9 ♂ (paragonopodes).

Affinités de S. malkini *et pallicollis*

Ces deux espèces, proches l'une de l'autre et récoltées dans la même localité, constituent manifestement un couple, phénomène dans doute peu rare mais, à notre connaissance, jamais encore signalé chez les Diplopodes. Les gonopodes et les vulves se ressemblent beaucoup mais présentent suffisamment de différences pour que soit justifiée l'existence de deux espèces distinctes ; leur nombre d'anneaux et leur taille sont comparables, mais elles se distinguent également par leurs caractères de coloration.

Quatre espèces étaient jusqu'à ce jour connues de l'Equador : *Stemmiulus ortonedae* Silv., 1903 (= *bioculatus* Gerv. *pro parte*), *S. pictus*, *infelix* et *diversicolor* Silvestri, 1898 ; le mâle des trois premières est connu, les gonopodes sont complètement différents de ceux décrits ici ; quant à la quatrième espèce, connue seulement par la femelle, elle a une taille et un nombre d'anneaux comparables à ceux de notre nouvelle espèce, mais la coloration paraît différente, plus diversifiée, ce qui n'est tout de même pas suffisant pour en fixer le statut en l'absence de mâle.

C'est avec des espèces de Colombie que nos deux espèces nouvelles ont le plus d'affinités, du moins par la structure des gonopodes ; pour s'en convaincre il suffit d'examiner les figures publiées par Carl (1914) pour *S. bogotensis*, *hortensis* et *major*. Cependant, il nous paraît intéressant de noter la similitude que présentent les gonopodes de certaines espèces classées dans le genre voisin *Prostemmiulus*, et décrites par Loomis (1936) (*affinis*, *heterops*, *interruptus* et d'autres peut-être) avec ceux de nos deux espèces nouvelles. Constat qui en dit long sur la validité des caractères utilisés encore aujourd'hui pour définir les genres.

Examen critique des caractères génériques des Stemmiulida

1. *Nombre d'ocelles* : C'est, chronologiquement (Silvestri, 1897), le premier caractère utilisé pour distinguer les deux genres principaux : *Stemmiulus* Gerv. (œil de 1 ocelle) et *Diopsiulus* Silv. (œil de 2 ocelles) ; il s'est avéré par la suite que certains *Diopsiulus* étaient à œil monoocellé tandis que les formes alliées aux *Stemmiulus* (c'est-à-dire les *Prostemmiulus*) étaient à œil bi-ocellé. Loomis (1936) a même signalé des individus à œil tri-ocellé et Demange & Mauriès (1975) ont décrit une espèce aveugle. Tout ceci montre bien que chez les Stemmiulides comme ailleurs, le nombre d'ocelles est un caractère à utiliser avec prudence et il ne peut l'être qu'associé avec d'autres caractères.

2. *Incisure pleuro-tergale* : Le nombre d'ocelles ne lui paraissant pas déterminant, Silvestri (1916) remarqua sur les espèces africaines et asiatiques, qu'il regroupa dans le genre *Diopsiulus*, une nette incisure pleuro-tergale qui n'existait pas chez les formes américaines. Ce caractère s'est avéré par la suite beaucoup plus stable que celui tiré du nombre d'ocelles et, s'il est vrai qu'il a été vérifié par tous les auteurs, on peut dire qu'il sépare bien les formes d'Amérique (*Stemmiulus* et *Prostemmiulus*) des formes africaines et indo-pacifiques (*Diopsiulus*). Il y a peu d'exceptions à cette règle : *S. biroi* Silv. de Nouvelle-Guinée et *S. oculiscaptus* Dem. & Mau. du mont Nimba.

3. *Lamelle sterno-trachéenne* : Si ce caractère, introduit par Silvestri (1916) pour distinguer *Prostemmiulus* de *Stemmiulus*, a été véritablement vérifié par les auteurs plus récents, il permet *grosso modo* de distinguer les formes en majorité bi-ocellées, dispersées au sud du Mexique, en Amérique centrale et aux Antilles, des formes monoocellées concentrées au nord de l'Amérique du Sud. Mais, étant donné la labilité de ce caractère, on peut se demander si les auteurs n'ont pas subjectivement déterminé leur matériel soit comme *Prostemmiulus*, soit comme *Stemmiulus* en se servant plutôt du nombre d'ocelles ou de la répartition géographique. Il reste cependant que, même en repoussant cette hypothèse,

le faisceau des caractères utilisés pour distinguer ces deux genres reste vague, souffre d'exceptions [1] et surtout ne recoupe pas du tout les structures gonopodiales.

4. *Bâtonnets sétigères* : Le nombre des bâtonnets sétigères a été introduit comme caractère par Silvestri (1916) pour distinguer des sous-genres à l'intérieur du genre *Diopsiulus*. Il n'est malheureusement pas possible de le retenir, car il ne vient en convergence avec aucun autre caractère morphologique (sexuel ou non) ou chorologique. A noter cependant que chez les formes américaines, le nombre reste toujours le même (3 + 3), si l'on admet qu'il a été toujours vérifié.

5. *Autres caractères non sexuels* : Le dessin particulier des striations tégumentaires caractérise *Scoliogmus* Loomis, 1941. Il est bien évident que ce caractère et du même coup le genre seraient à rejeter si les structures gonopodiales ne semblaient, en s'écartant de celles observées généralement, justifier la validité de ce genre.

6. *Caractères sexuels* ♂ : Le seul caractère sexuel ayant servi à caractériser un genre est le gonopode postérieur (paragonopode) : la structure particulière en plaque chez une espèce de Tanzanie avait conduit Brölemann à créer en 1920 son genre *Nethoiulus*. Il ne nous semble pas que d'autres caractères viennent converger avec celui-ci pour confirmer la validité du genre. Nous avons déjà, à propos d'autres groupes (Mauriès, 1966), manifesté notre scepticisme quant à la valeur taxonomique des caractères tirés des pièces non directement impliquées dans la fonction de transfert du sperme, notamment les paragonopodes. En ce qui concerne les gonopodes eux-mêmes, ils n'ont fait jusqu'à présent l'objet que d'une tentative par Demange et Mauriès (1975) qui ont essayé, pour les formes d'Afrique, et d'une manière peu satisfaisante, de distinguer divers types de gonopodes pouvant servir de base à une future classification des Stemmiulides. S'il est possible de distinguer cinq types principaux parmi les formes africaines, il est remarquable que le type le plus fréquent (type C) est aussi celui qui se retrouve chez presque toutes les espèces américaines et indo-pacifiques. Si, pour définir les genres, l'on devait appliquer mécaniquement aux Stemmiulides les mêmes critères (basés essentiellement sur les structures des gonopodes) que dans tous les autres groupes de Diplopodes, on ne devrait conserver qu'un seul grand genre avec peut-être quelques petits genres tels que *Scoliogmus* (et d'autres à créer).

7. *Caractères sexuels* ♀ : Carl (1914), puis Silvestri (1916) ont les premiers attiré l'attention sur les différences importantes (contrastant avec la monotonie des gonopodes) que l'on peut observer sur les quelques espèces dont les femelles sont connues. Malheureusement, ils ont été peu suivis par les auteurs plus récents et l'on ignore les structures femelles de la plupart des espèces décrites. C'est à notre avis une lacune à combler, car leur connaissance nous aiderait certainement à mieux cerner la question des caractères génériques. Par exemple, cela pourrait nous aider, semble-t-il, à savoir si *Prostemmiulus* et *Stemmiulus* sont ou ne sont pas des genres distincts. De même y verrions-nous plus clair parmi l'ensemble des espèces africaines et indo-pacifiques groupées sous le nom de *Diopsiulus*.

1. C'est le cas des *Prostemmiulus* monocellés du Mexique. Il y a aussi des *Prostemmiulus* sur l'aire géographique des *Stemmiulus* (Panama, Surinam).

En résumé, compte tenu de la monotonie des structures gonopodiales et de l'ignorance où nous sommes des structures femelles, il est impossible pour le moment de proposer une nouvelle répartition en genres des 110 espèces connues de Stemmiulides. Il serait possible de créer, d'après les gonopodes, quelques genres monospécifiques, mais une telle démarche n'aura d'intérêt que lorsque nous serons en mesure de présenter un système cohérent pour l'ensemble du groupe.

Remerciements

Je tiens à remercier ici tout particulièrement mes collègues Yves Gillon, de l'ORSTOM, Dakar, qui a su le premier trouver le mâle de l'espèce que nous lui dédions bien cordialement ; Enrik Enghoff, du Zoologiske Museum de l'Université de Copenhague, dont l'amicale collaboration nous a permis d'étudier un matériel appartenant à son institution et provenant notamment de Sierra Leone (coll. Vibeke Schiøtz) ; le Pr Richard L. Hoffman, du Radford College (Virginia, USA) qui m'a fait l'amitié de me confier un précieux matériel récolté au Costa Rica (coll. Prassede Calabi) et en Ecuador (coll. Borys Malkin), et appartenant au Field Museum de Chicago.

AUTEURS CITÉS

Brölemann, H. W., 1920. — Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912). Résultats Scientifiques, Myriapodes III Diplopodes. Paris, Lhomme Ed. : 49-298, pl. I-XVIII.

Carl, J., 1914. — Die Diplopoden von Columbien nebst Beiträgen zur Morphologie der Stemmatoiuliden. *Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, nº 5 : 821-993.

— 1936. — Diplopoden-Studien IV. Neues über Stemmiuloidea. *Zool. Anz.*, Leipzig, **117** (9/10) : 241-249.

Cook, O. F., 1895. — *Stemmatoiulus* as an ordinal type. *Am. Nat.*, Philadelphia, **29** : 1111-1121.

Demange, J. M., 1971. — Le Massif des Monts Loma, fasc. 1 : VII. Myriapodes Diplopodes. *Mém. Inst. fond. Afr. noire*, nº 86 : 191-240.

Demange, J. M., et J. P. Mauriès, 1975*a*. — Diplopodes de la région d'Abidjan, Côte d'Ivoire. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 291, Zool. 201 : 387-399.

Demange, J. M., et J. P. Mauriès, 1975*b*. — Myriapodes-Diplopodes des Monts Nimba et Tonkoui (Côte d'Ivoire, Guinée). *Annls Mus. r. afr. Cent.*, Tervuren, **212** : I-VIII, 1-192.

Demange, J. M., et J. P. Mauriès, 1975*c*. — Données de morphologie, tératologie, développement postembryonnaire, faunistique et écologie des Myriapodes-Diplopodes nuisibles aux cultures du Sénégal. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 333, Zool. 235 : 1243-1256.

Loomis, H. F., 1936. — The millipeds of Hispaniola, with descriptions of a new family, new genera and new species. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, Cambridge, **80** (1) : 1-191.

— 1941. — Millipeds collected in Puerto Rico and the Dominican Republic by Dr P. J. Darlington in 1938. *Ibid.*, **88** (2) : 17-80.

Mauriès, J. P., 1966. — *Vandeleuma* et *Vascosoma*, genres nouveaux des grottes du Pays basque français (Diplopoda-Craspedosomoidea). *Annls Spéléol.*, **21** (3) : 631-641.

Silvestri, F., 1897. — Viaggio del Dr Enrico Festa nell'Ecuador e regione vicine. *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino*, **12** (305) : 1-19.

— 1916. — Contribuzione alla conoscenza degli Stemmiuloidea (Diplopoda). *Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici*, **10** : 287-347.

Manuscrit déposé le 9 mars 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section A, nº 3 : 643-657.

Expédition Rumphius II (1975)
Crustacés parasites, commensaux, etc.
(Th. Monod et R. Serène, éd.)
VII. Galatheid Crustaceans (Decapoda, Anomura)

by Keiji Baba *

Abstract. — A collection of Galatheid Crustaceans of the Rumphius Expedition to the Moluccas contains 61 specimens, distributed among 14 species. Most of the species prove to be typical reef-inhabitants. Range extensions are established for three species. A key to the littoral species of *Galathea* known from the eastern part of the East Indian Archipelago is presented. Commensal hosts are newly added to the previous records for three species. Variations of *Allogalathea elegans* are noted.

Notwithstanding the great biological interest, the Galatheid fauna of the Moluccas and the neighboring seas has received quite sporadic attention. Systematic studies of this animal group have been provided as a part of the Decapod Crustacea treated by Henderson (1885, 1888) on material collected by the " Challenger " ; De Man (1888, 1902) on material from the East Indian Archipelago ; Potts (1915) on material from the Torres Strait ; Gordon (1935) on material from the former Netherland East Indies ; and most recently Baba (1977) on material collected by the " Snellius " Expedition. The results of these studies indicate that, prior to the present report, a total of 32 species have been recorded from the Moluccas and vicinity, 17 species of which are more or less deep-water forms.

The present material has been collected chiefly on shore. It contains 61 specimens, divided among 14 species, largely of the genus *Galathea* ; all prove to be typical reef-inhabitants. Three species (*Galathea bimaculata* ; *G. amamiensis* ; and *Sadayoshia acroporae*) constitute new locality records, as they have previously been known only from the coral reefs of the Ryukyu Islands. However, many more shallow-water species probably have their centers of distribution around the East Indian Archipelago and their known ranges mainly as reef-dwellers may be extended, if this region as well as the reefs of other tropical seas are more extensively surveyed. Much of the material was found in association with crinoids. The commensal hosts were identified by D. L. Meyer, whose cooperation added considerably to our knowledge of commensalism.

* *Biological Laboratory, Faculty of Education, Kumamoto University, Kumamoto, 860, Japan.*

The present and the " Snellius " material examined by myself cover most of the tropical reef species ; this made it possible to produce and include herein a key to the reef or shore species of *Galathea* recorded from the Moluccas and neighboring seas. An immature and incomplete specimen of *Galathea* taken from the north coast of Seram is unidentifiable and excluded from this report.

I thank Pr Th. Monod, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, for making this collection available to me, Dr Fenner A. Chace, Jr., Smithsonian Institution, Washington, D.C., for reviewing the manuscript and for invaluable advice, Dr D. L. Meyer, University of Cincinnatti, Ohio, for identifying the crinoids and for providing me with biological background data, and Dr Michael Türkay, Natur-Museum und Forschungsinstitut, Frankfurt a.M., for examining the type of *Galathea consobrina*.

ACCOUNT OF THE SPECIES

Sadayoshia acroporae Baba, 1972

Sadayoshia acroporae Baba, 1972 : 43, figs. 1, 2.

Material examined. — Northeast coast of Marsegu I. : on coral ; 18 January 1975 ; Th. Monod & R. Serène ; 1 male (carapace length, 5.1 mm).

Remarks. — Minor discrepancies between the type and the present material were noted : the movable finger of this specimen is merely tuberculate on the cutting edge, instead of having two pronounced projections as in the type. The ischium of the third maxilliped has a stout inner distal marginal spine in the type, whereas in the present material the spine is quite obsolete. Paired spines on the anterior transverse ridge of the second abdominal segment, evident in the type, are here reduced to small tubercle-like elevations. All of these differences seem to be of no systematic importance.

The type specimen was taken from *Acropora* sp. Although no details are provided as to the habitat of the present material, probably this species is closely associated with certain species of coral of the genus *Acropora*.

Distribution. — Previously known from the Ryukyu Islands (type-locality). This is the first subsequent record and extends the known range from the subtropics to the tropics.

Phylladiorhynchus serrirostris (Melin, 1939)

Restricted synonymy :

Galathea serrirostris Melin, 1939 : 72, figs. 43-47.
Phylladiorhynchus serrirostris : Baba, 1977 : 251.

Material examined. — Northeast coast of Marsegu I. : on coral ; 18 January 1975 ; Th. Monod & R. Serène ; 1 male (c.l., 4.1 mm).

Remarks. — According to Melin (1939) the lateral margins of the rostrum and its base are usually serrated ; however, he mentioned an almost complete lack of serrations on the base of the rostrum in a few specimens that he examined. In the present material such serration is completely absent as has been described earlier (Miyake & Baba, 1965, 1966). The cheliped is rather strongly developed ; the spination however is weak in comparison with those of the Bonin Islands material previously examined in the collection of the Kyushu University, Fukuoka. The left chela is much larger and stouter than the right, strongly gaping with a median protuberance on the cutting margin of the movable finger only. The right chela is as illustrated by Melin (1939). The presence of two gastric spines, the peculiar shape of the merus of the third maxilliped, and the triangular third thoracic sternum may be sufficient to distinguish this species from other known members of the genus.

Distribution. — Bonin Islands (type-locality) ; Ryukyu Islands ; Ternate.

Galathea subsquamata Stimpson, 1858

Synonymy as given by Baba (1977 : 247).

Material examined. — Northeast coast of Marsegu I. : on coral ; 18 January 1975 ; Th. Monod & R. Serène ; 1 female (c.l., 5.2 + mm).

Remarks. — In the previous paper (Baba, 1977) it was pointed out that *Galathea aculeata* Haswell is a synonym of *G. subsquamata*. This unique species, characterized by having epipods on the first three pairs of pereopods, scaly ridges on the gastric region, and the dorsoanterior part of the carapace spinous is now known from Japan southward to western and eastern Australia. The present specimen was taken on coral, as usually was the material from the Ryukyu Islands, the type-locality. Unpublished data also indicate that the same habitat was favored by specimens collected from both the southern coast of Kyushu, Japan and the Palau Islands.

Distribution. — Ryukyu Islands (type-locality) ; Japan ; Tablas Island ; Sulu Islands ; Ternate ; Queensland ; Western Australia.

Galathea aegyptiaca Paulson, 1875

Synonymy as given by Baba (1977 : 244).

Material examined. — East coast of Marsegu I. : on coral ; 18 January 1975 ; Th. Monod & R. Serène ; 1 male (c.l., 7.3 mm). — Gorong I. : on coral ; 26 January 1975 ; Th. Monod ; 3 males (c.l., 4.6-6.4 mm), 1 ovigerous female (c.l., 3.9 mm), 1 female (c.l., 3.9 mm). 27 January 1975 ; R. Serène & Th. Monod ; 1 ovigerous female (c.l., 5.1 mm), 1 female (c.l., 3.9 mm).

Remarks. — The two ovigerous females have the eggs eyed, almost ready to hatch ; in one of them, collected on 27 January, the eggs are less numerous, numbering only 8, and empty egg-capsules remain on the pleopods.

Distribution. — Red Sea (type-locality) ; Ternate ; Timor ; Obi Island ; Talaud Island ; Hollandia (Sukarnapura) Bay, New Guinea ; Loyalty Islands ; Western Australia ; Ryukyu Islands ; Bonin Islands.

Galathea affinis Ortmann, 1892

Synonymy as given by Baba (1977 : 247).

Material examined. — Gorong I. : on coral ; 27 January 1975 ; R. Serène & Th. Monod ; 1 male (c.l., 3.1 mm).

Distribution. — Fiji Islands (type-locality) ; Tuamotu Island ; Rotuma Island ; Ellice Islands ; Ternate ; Bandanaira ; Loyalty Islands ; Red Sea ; Farquhar Islands ; Coëtivy Islands ; north coast of New Guinea ; Timor ; Saya de Malha Bank ; Chagos Archipelago ; Ryukyu Islands.

Galathea algae Baba, 1969

Synonymy as given by Baba (1977 : 248).

Material examined. — Gorong I. : on coral ; 25 January 1975 ; R. Serène & Th. Monod ; 3 males (c.l., 3.2-4.3 mm), 1 ovigerous female (c.l., 4.6 mm), 1 female (c.l., 4.3 mm). 26 January 1975 ; Th. Monod ; 2 males (c.l., 5.0 mm, 6.2 mm), 1 ovigerous female (c.l., 5.2 mm), 2 females (c.l., 4.2 mm, 5.5 mm). 27 January 1975 ; R. Serène & Th. Monod ; 1 male (c.l., 4.3 mm). — East coast of Marsegu I. : on coral ; 18 January 1975 ; Th. Monod & R. Serène ; 3 males (c.l., 2.9-4.2 mm), 1 ovigerous female (c.l., 3.6 mm), 3 females (c.l., 3.8-4.6 mm).

Remarks. — In the previous paper (Baba, 1977), the possibility that *Galathea longimana* Paulson and *G. algae* might be identical, because of the proportional length of the rostrum, was unresolved. Of all 18 specimens here examined the rostral length-breadth ratio varies from 1.2 to 1.4, but never reaches 2 as described for *G. longimana*. This problem therefore awaits the discovery of additional *longimana*-like specimens.

Two of the females from Marsegu Island are infested by rhyzocephalan parasites.

Distribution. — Red Sea ; Tosa Bay, Japan (type-locality) ; Obi Island ; Ternate ; Kera, near Timor ; Seychelles.

Galathea amamiensis Miyake & Baba, 1966
(Fig. 1)

Galathea amamiensis Miyake & Baba, 1966 : 75, figs. 13, 14.

Material examined. — Gorong I. : on coral ; 25 January 1975 ; R. Serène & Th. Monod ; 1 ovigerous female (c.l., 4.9 mm).

Remarks. — Compared with the type the following differences were noticed, probably due to the immaturity of the Ryukyu Islands type material. The epipod is evident on the cheliped in the present material, while in the type it is invisible on the left cheliped and only barely discernible as a rudiment on the right. The original description shows that the rostrum is relatively long and its lateral teeth are shallowly incised. Re-examination of the type, however, reveals that, as illustrated in fig. 1, the rostral incisions are rather deep as in the present material. The outer orbital angle is more rounded in the type, but on the right side it is slightly produced, suggesting the possibility of a variability extending to the condition noted in the present material.

Distribution. — Ryukyu Islands (type-locality). This is the first subsequent record, extending the known range, presumably as a reef-inhabitant.

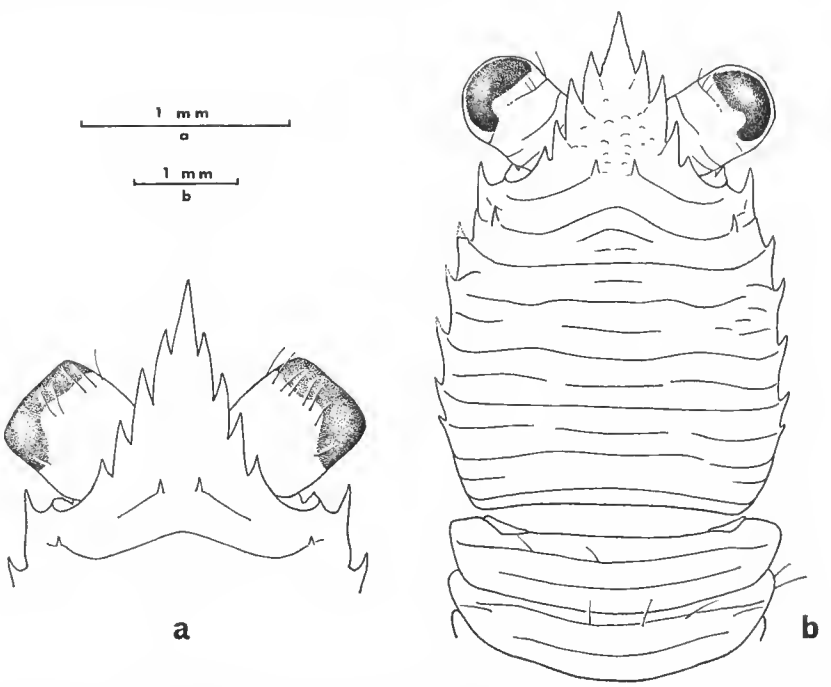


Fig. 1. — *Galathea amamiensis* Miyake & Baba ; a, holotype, male, from Amami-oshima, Ryukyu Islands, anterior part of carapace and rostrum ; b, ovigerous female from Gorong Island, carapace and anterior abdominal segments.

Galathea ohshimai Miyake & Baba, 1967

Galathea ohshimai Miyake & Baba, 1967 : 207, fig. 3.
Galathea ohshimai : Baba, 1977 : 250.

Material examined. — East coast of Marsegu I. : on coral ; 18 January 1975 ; Th. Monod & R. Serène ; 1 male (c.l., 3.2 mm).

Remarks. — The following discrepancies were noticed between the present specimen and the type, as well as previously reported " Snellius " material : In the type and the " Snellius " specimens the rostrum is fully 1.5 times as long as broad, instead of only 1.2 in the present one. The third maxilliped of the latter is much like that of *Galathea orientalis* Stimpson, to which this species is most closely related ; the carpus has three spines on the outer margin, the proximal sometimes obsolete. This is quite different from the previous descriptions of the carpus as unarmed. Furthermore, the outer margin of the merus, unlike the condition in the type as well as the " Snellius " material, is distinctly bispinose in the present specimen. From its closest relative, *G. orientalis*, however, this species differs in having no carapacial marginal spinule between the anterolateral spine and the end of the cervical groove.

Distribution. — Palau Islands (type-locality) ; Obi Island ; Taland Island.

Galathea amboinensis De Man, 1888

Galathea amboinensis De Man, 1888 : 457, pl. 19, figs. 3. 3a.
Galathea minuta Potts, 1915 : 87, fig. 4b ; pl. 1, fig. 6.
Galathea minuta : Haig, 1973 : 281.

Material examined. — In front of Kotasirih village, Kailakat Bay, Gorong I. : commensal with *Comanthina schlegeli* ; 27 January 1975 ; D. L. Meyer ; 1 male (c.l., 6.0 mm).

Remarks. — Undoubtedly the present specimen is identical with *Galathea minuta* Potts known from Torres Strait, as suggested by Haig (1973) in the key to the eastern Australian species of *Galathea*. Comparison between De Man's description and our material shows that the rostrum is comparatively broad in our specimen ; it is slightly more than one and a half times as long as broad in the present specimen, whereas it is nearly twice as long as broad in the illustration given by De Man (1888 : pl. 19, fig. 3a). However, the color and color pattern of our specimen are about as described by De Man. According to Potts the longitudinal stripes on the carapace and abdomen as well as on the cheliped are dark blue, instead of orange red in alcohol in our specimen. It seems highly probable that this difference is due to the preservative. However, there is a case to show the color variation in *Galathea bimaculata* from the Ryukyu Islands, which species has blue or brown marks on the carapace when alive. No additional differences were noticed between the accouts of these species and the present material. Thus Haig's opinion may be fully accepted.

The following additions should be made to the description of this species : Tuft of prominent setae absent on terminal segment of antennule ; epipods present on first three pairs of pereopods.

Commensalism. — Potts (1915) reported *Galathea minuta* associated with *Comanthus annulatum* (now called *C. timorensis*). The present material was found on *Comanthina schlegeli*.

Distribution. — Amboina (type-locality) ; Torres Strait.

Galathea inflata Potts, 1915
(Fig. 2)

Galathea inflata Potts : 85, fig. 4 ; pl. 1, fig. 7. (Not *G. inflata* : Baba, 1969 *b* : 33, figs. 1, 2.)

Material examined. — Northwest coast of Banda I. : commensal with *Comanthus parvicirrus* ; 31 January 1975 ; D. L. Meyer ; 1 male (c. l., 7.2 mm). — In front of Kotasirih village, Kailakat Bay, Gorong I. : commensal with *Comanthina schlegeli* ; 25 January 1975 ; D. L. Meyer ; 1 male (c.l., 4.7 mm), 1 ovigerous female (c.l., 4.1 mm). — Gorong I. : on crinoid ; 25 January 1975 ; M. K. Moosa ; 1 male (c.l., 5.3 mm), 1 ovigerous female (c.l., 5.4 mm). — East coast of Marsegu I. : commensal with *Comanthus bennetti* ; 18 January 1975 ; D. L. Meyer ; 1 ovigerous female (c.l., 8.0 mm). — Locality unknown ; 21 January 1975 ; D. L. Meyer ; 1 male (c.l., 6.2 mm).

Description

Carapace, excluding rostrum, slightly longer than broad. Dorsal surface clearly striate, with distinct cervical groove. Four transverse ridges behind cervical groove more or less elevated. No gastric spines. Lateral margins convex ; greatest breadth measured between hindmost marginal spines ; three spines in front of cervical groove, anteriormost moderately developed, directed anterolaterally, placed just outside of outer orbital angle ; well-developed second anterior spine equivalent to anterolateral spine in most species ; hindmost small, slightly dorsal in position ; small spine near outer extremity of first transverse ridge ; six marginal spines behind cervical groove, all acute but last (hindmost) more or less reduced. Well-developed spine behind insertion of antenna or near anterior part of pleural suture not visible from above.

Rostrum comparatively broad, barely 1.5 times as long as broad when measured from rostral tip to between basal lateral teeth ; dorsally with short setae. Four lateral teeth acute, deeply incised, directed anteriorly ; first small, second slightly larger than subequal anterior two.

Outer orbital angle rounded but with very small spine ; lower margin of orbit minutely dentate. Eyes normal.

Abdomen moderately setose ; second and third segments with two transverse ridges each.

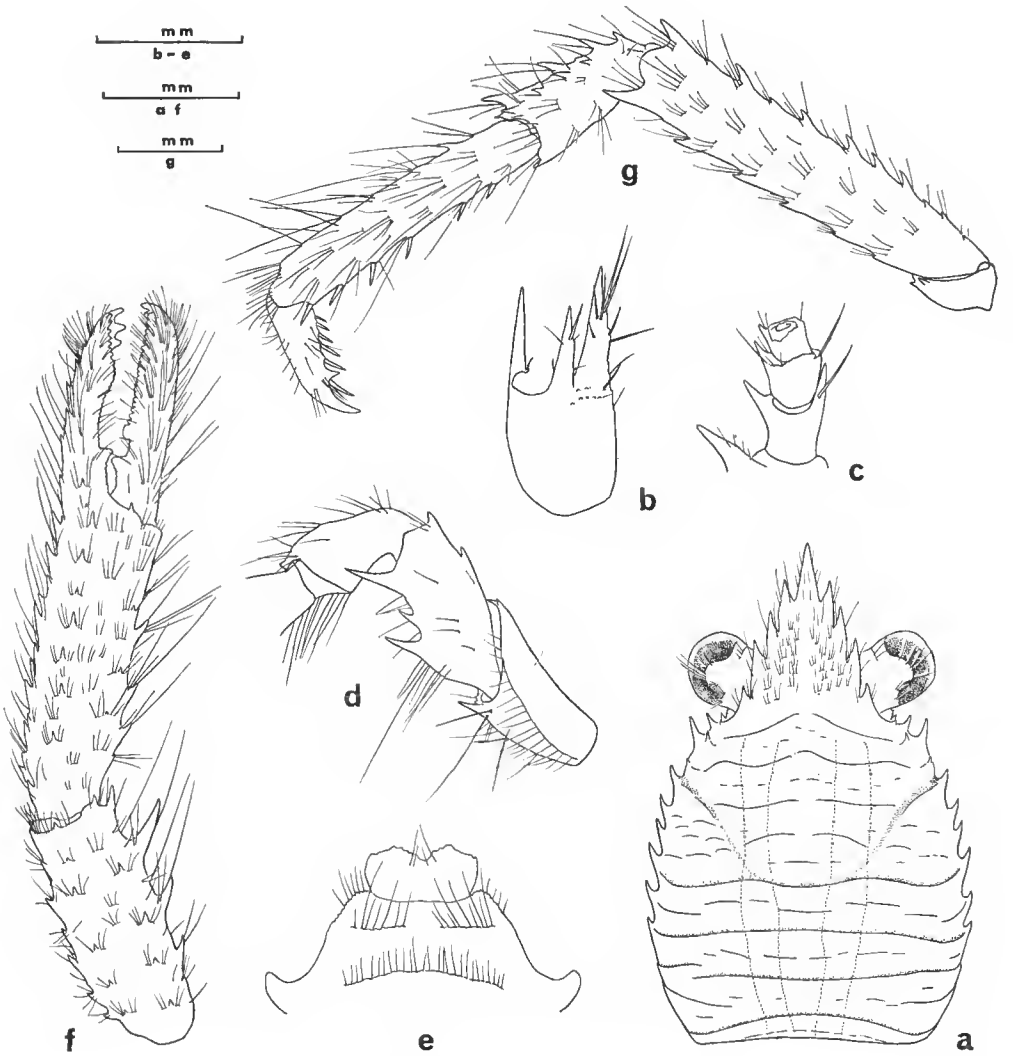


Fig. 2. — *Galathea inflata* Potts, male, from Banda Island ; a, carapace ; b, basal segment of left antennule ; c, left antennal pedunele ; d, endopod of left third maxilliped ; e, anterior part of thoracic sternum ; f, left chela ; g, left first walking leg.

Basal segment of antennule with three terminal spines, inner developed, nearly as long as outer ventral ; outer dorsal stouter ; terminal segment devoid of pronounced tuft of setae but with few short setae instead. First segment of antennal pedunele produced on inner distal margin ; second segment with both marginal terminal spines, third and fourth with inner distal marginal spine each.

Anterior part of sternum as illustrated ; anteriormost margin feebly dentate medially, with distinct median notch.

Inner distal margin of ischium of third maxilliped with moderate-sized spine and small additional accompanying spinule inside of it ; outer distal margin with small spine ; about 23 denticles on inner toothed ridge. Merus longer than ischium when measured on lateral mesial line ; three spines on inner margin, proximal situated at middle and subequal to distal, both well developed, remaining medial small ; outer margin with two small spines of subequal size. Propodus unarmed, with blunt outer distal marginal process.

Cheliped twice as long as carapace including rostrum, stout, spinose, and thickly furnished with coarse setae. Dorsal spination as illustrated. Palm 1.3 times as long as wrist, slightly more than three times as long as broad. Fingers slightly gaping, with several rounded intermeshing teeth at tip ; cutting edge of movable finger dentate on distal half, with two pronounced processes on proximal half ; that of immovable finger similarly dentate, distinctly convex on distal third, with proximal process coinciding with gap between two processes of movable finger. Ventral surface of cheliped also irregularly spinose.

Walking legs with coarse setae in moderate numbers. Merus of first walking leg with ten outer marginal and four inner marginal spines, proximal three of outer marginals smaller, distal of inner marginals largest ; carpus with four large and one small outer marginal spines, and another four accompanying spinules slightly dorsal to them ; inner distal margin spinulated ; propodus with one or two proximal outer marginal spines and five or six inner marginal movable spinelets, distal of latter paired with another small ventral one ; dactylus barely half as long as propodus, curving distally inward, ending in claw, with one prominent and five very weak processes on inner margin, movable coarse seta arising from each process. Second and third walking legs similar to first ; but propodus more setose and its outer marginal spines completely absent. Merus of third leg devoid of outer and inner marginal spines excepting terminal inner marginal.

Pleopod absent from first abdominal segment in male. Simple pleopod arising from second segment. Epipods present on first three pairs of pereopods.

Color in alcohol. — Two longitudinal stripes of white on carapace, extending backward to join each other on dorso-mesial line of abdomen.

Variation. — The outer orbital angle is usually spinulated, but one exception is the smallest ovigerous female from Gorong Island, in which it is completely rounded. However, most noticeable about this specimen is the reduction or undifferentiation of epipods on some pereopods. Usually the epipods are present on the first three pairs of pereopods, whereas in this specimen they are normal on the chelipeds only, rudimentary on the first walking leg, and completely absent from the second. The small spine near the outer extremity of the first stria is also wanting in this specimen, as also is the case on the right side only in a male from Gorong Island.

Remarks. — In the previous paper (Baba, 1969 *b*) I have recorded *Galathea inflata* based on a male collected from the coral reefs of the Ryukyu Islands, with a comment that there are a few discrepancies between the original description and the material examined as follows : the anterior branchial region is not scaly and the cervical groove is indistinct

in the Ryukyu Islands specimen. The " Rumphius " material displays no such differences, and is closer to the true species, also in being commensal with crinoids. Because of the brevity of Potts' original account, comparison with the type-specimen would be most desirable. With the cooperation of Dr. Fenner A. Chace, Jr. of the Smithsonian Institution, Dr. C. B. Goodhart of the Cambridge University Museum, Dr. R. W. Ingle of the British Museum (Natural History), and Dr. A. J. Bruce of the Heron Island Research Station, an attempt was made to locate the type, but, we believe that it may have been lost. The series of the " Rumphius " material are characterized by having the first pleopod missing in the male and epipods present on the first three pairs of pereopods. Since the " Rumphius " material is undoubtedly closer to the true species, it seems advisable that *Galathea inflata* : Baba, 1969, be removed from the synonymy of *G. inflata* Potts for the time being.

Commensalism. — The Torres Strait material was associated with *Comanthus timorensis* (originally as *C. annulatum*) on the reefs. The present material was commensal with *Comanthus parvicirrus*, *C. bennetti*, and *Comanthina schlegeli*.

Distribution. — Torres Strait (type-locality).

Galathea formosa De Man, 1902

Galathea formosa De Man, 1902 : 717, pl. 23, figs. 40, 40a-40f.
Galathea formosa : Baba, 1977 : 249.

Material examined. — Gorong I. : on coral ; 25 January 1975 ; Th. Monod & R. Serène ; 2 females (c.l., 3.3 mm, 3.9 mm). 27 January 1975 ; R. Serène & Th. Monod ; 1 male (c.l., 3.8 mm).

Remarks. — This species, characterized by a broad rostrum, almost parallel lateral margins of the carapace, and a broad dorsal longitudinal stripe of light color, is easily distinguished from other tropical species. No additional characters of significance were noted.

Distribution. — Ternate (type-locality) ; northwest of Obi Island. Both the previous and the present records show that this species is confined to the Moluccas, although its range extension to other tropical seas is highly probable.

Galathea bimaculata Miyake & Baba, 1966

Galathea bimaculata Miyake & Baba, 1966 : 69, figs. 9, 10.

Material examined. — Northeast coast of Marsegu I. : on coral ; 18 January 1975 ; Th. Monod & R. Serène ; 2 males (c.l., 3.7 mm, 3.8 mm), 1 ovigerous female (c.l., 3.8 mm).

Remarks. — The color is fading in alcohol, but the trace of two orange markings, originally recorded as holly berry when alive, remains on the fingers of the cheliped. The following is the additional description for the species : Terminal segment of antennule devoid of tuft of setae ; epipod present only on first pereopod.

Distribution. — Ryukyu Islands (type-locality). This is the first subsequent record, extending the known range from southern Japan southward to the Moluccas.

Key to the shallow water species of *Galathea* known from the eastern part of the East Indian Archipelago

1 Gastric spines present 2
— Gastric spines absent 9

2 Rostrum truncate ..... *G. pilosa* De Man
— Rostrum triangular 3

3 Epipods present on P1-P3 ..... *G. subsquamata* (p. 645)
— Epipods absent on P2-P3 at least 4

4 Carapace and rostrum with pronounced plumose hairs on dorsal surface ..... *G. aegyptiaca* (p. 645)
— Carapace and rostrum devoid of plumose hairs 5

5 Pterygostomian flap with one or two spines near anterior part of pleural suture ..... *G. affinis* (p. 646)
— Pterygostomian flap without spine near pleural suture 6

6 Spinule between end of true cervical groove and anterolateral spine 7
— No spinule between end of true cervical groove and anterolateral spine 8

7 Rostral teeth rather deeply incised ; anterior branchial region scaly ; propodus of walking leg with four or more outer marginal spines ..... *G. algae* (p. 646)
— Rostral teeth shallowly incised ; anterior branchial region not scaly ; propodus of walking leg smooth on outer margin ..... *G. consobrina* De Man [1]

8 Carapace with distinct spine near outer extremity of second stria ; pronounced tuft of setae on distal segment of antennule ..... *G. amamiensis* (p. 647)
— Carapace devoid of spine near outer extremity of second stria ; no tuft of setae on distal segment of antennule ..... *G. ohshimai* (p. 648)

9 Epipods present on P1-P3 10
— Epipods present on P1 only 11

10 Carapace dark with four longitudinal stripes of light color ; cheliped comparatively broad, palm distinctly less than twice as long as broad ..... *G. amboinensis* (p. 648)
— Carapace dark with two light colored stripes ; palm nearly or quite three times as long as broad. *G. inflata* (p. 649)

11 Terminal segment of antennule with pronounced tuft of setae 12
— Terminal segment of antennule devoid of tuft of setae 13

12 Lateral margins of carapace almost straight and parallel ; rostrum slightly longer than broad ; merus of third maxilliped with one or two minute spines on inner margin ..... *G. formosa* (p. 652)
— Lateral margin of carapace convex ; rostrum twice as long as broad ; merus of third maxilliped with three well-developed inner marginal spines ..... *G. ternatensis* De Man

1. Holotype from Ternate (SMF Cat. No. 4556) in Natur-Museum & Forschungsinstitut, Frankfurt a.M. ; epipods absent from all pereopods, according to M. Türkay.

13 Outer orbital angle rounded ; cheliped comparatively slender ; propodus of walking leg with more than five outer marginal spines proximally..... *G. bimaculata* (p. 652)
— Outer orbital angle pyramidal ; cheliped stout, palm rather massive ; propodus of walking leg unarmed on outer margin..... *G. platycheles* Miyake

Allogalathea elegans (Adams & White, 1848)
(Fig. 3)

Restricted synonymy :
Allogalathea elegans : Haig, 1973 : 275.
Allogalathea elegans : Baba, 1977 : 252.

Material examined. — East coast of Marsegu I. : 18 January 1975 ; on *Comanthina schlegeli* ; D. L. Meyer ; 1 male (c.l., 4.4 mm), 1 ovigerous female (c.l., 7.3 mm) ; on *Comanthus bennetti*, 2 males (c.l., 6.4 + mm, 5.6 mm). — Lilinta Bay, close to Lilinta village, Misool Is. : 23 January 1975 ; on *Comanthina schlegeli* ; D. L. Meyer ; 1 male (c.l., 6.2 mm) ; on *Comanthus bennetti*, 1 male (c.l., 6.4 mm) ; on *Comanthus parvicirrus*, 1 male (c.l., 4.0 mm). — Banda I. : on crinoid, 30 January 1975 ; 1 male (c.l., 6.8 mm). — Northern tip of Banda Sesar I., Banda Is. : 30 January 1975 ; on *Comanthus bennetti* ; D. L. Meyer ; 1 female (c.l., 10.0 mm). — Southern entrance between Gunung Api I. and Bandanaira : on *Comanthina schlegeli* : 29 January 1975 ; D. L. Meyer ; 1 male (c.l., 6.7 mm), 1 female (c.l., 7.5 mm). — In front of Kotasirih village, Kailakat Bay, Gorong Is. : 26 January 1975 ; on *Capillaster multiradiatus* ; D. L. Meyer ; 1 male (c.l., 9.8 mm). 25 January 1975 ; on *Comanthus bennetti*, 1 male (c.l., 3.6 mm) ; on *Himerometra robustipinna*, 1 male (c.l., 3.0 mm), 1 female (c.l., 3.3 mm). 27 January 1975 ; on *Comanthina schlegeli*, 1 ovigerous female (c.l., 9.0 mm). — Tapalol I., off Biga Bay, Misool Is. : 24 January 1975 ; on *Stephanometra spicata* ; D. L. Meyer ; 1 male (c.l., 2.9 mm). — Off Muscha and Wayuta estuaries, Seleman Bay, north coast of Seram (Ceram) : 19 January 1975 : on *Comanthus parvicirrus* ; D. L. Meyer ; 1 ovigerous female (c.l., 5.1 mm).

Remarks. — As regards the coloration, four patterns are known to occur in this species (Miyake, 1938 ; Baba, 1969 *a*). In addition to these four (1, uniformly dark ; 2, dark with median light broad stripe ; 3, dark with two narrow light stripes ; 4, alternate longitudinal stripes of dark and light), one more pattern is recognized ; it is much like the third of the above, but the light stripe is as wide as that of the fourth. A male from Gorong Island belongs to the third pattern, but both the light stripes are interrupted.

The cheliped is also variable ; the most notable variability is in the proportional length of the wrist ; it varies from 1.3 to 2.3 in length-breadth ratio ; careful examination shows, however, that the comparatively broad joint represented by the ratio 1.3 goes to the second color pattern, and the longer by the ratio more than 1.6 to other patterns. The second pattern also provides peculiar spination and setation of the cheliped : as shown in fig. 3 a, the cheliped has less pronounced spination, and it is covered with short setae and spinules, both arising from the scales. This cline is recognizable at an early age, as seen in a male with a carapace 3.6 mm long, from Gorong Island. In other patterns the cheliped has more prominent spination and it is furnished with more coarse setae, especially distally (fig. 3 b).

Epipods are present only on P1 in 14 of the 16 specimens examined. An ovigerous female from Gorong Island, belonging to the third color pattern, has epipods on P1 and P2,

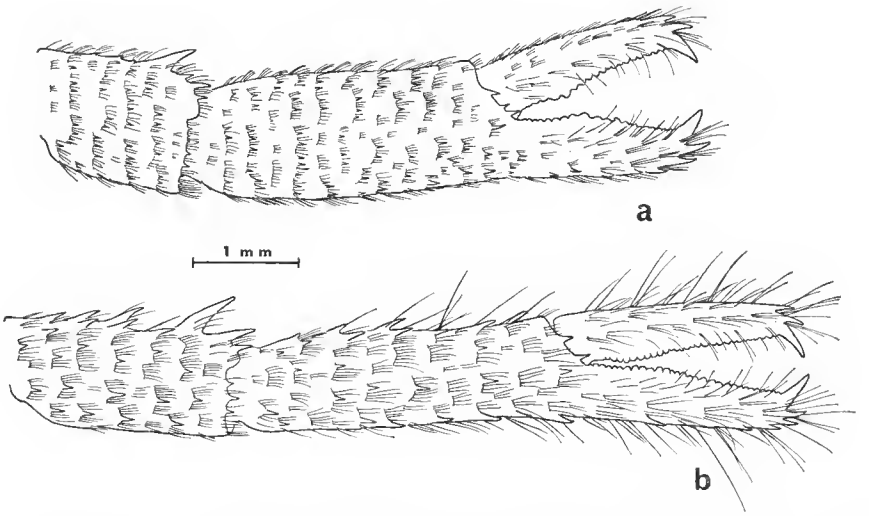


Fig. 3. — *Allogalathea elegans* (Adams & White) ; a, right chela of female from Banda Island (carapace representing second color pattern) ; b, right chela of ovigerous female from Gorong Island (carapace representing third color pattern).

as has been reported for the Sulu and the Philippine material (Baba, 1977). A female from the Banda Islands, which belongs to the second color pattern, has a sacculinid parasites, and epipods are evident on P1 through P3. In the previous paper (Baba, 1977), dealing with the " Snellius " material it is noted that the rostrum is comparatively longer, exceeding the remaining carapace length in the form having epipods on P1-P2. However, this is not applicable to the present material, the rostrum-carapace ratio varying from 0.61 to 1.10 (mean = 0.84), quite independent of both the color pattern and the presence or absence of epipods. It is however very interesting to note that the form having epipods on P1-P3 belongs without exception to the second color pattern ; this is also confirmed in all examined specimens collected from Eniwetok Atoll, the Marshall Islands (20 in number), by C. A. Child of the Smithsonian Institution, and D. M. Devaney and A. Fielding of the Bishop Museum. In conclusion, it seems to me that this species is highly variable intraspecifically, including the number of epipods on the pereopods.

Commensalism. — This species is commonly associated with crinoids. Previously recorded from *Comanthus bennetti*, *C.* sp., *Comanthina schlegeli*, *Tropiometra carinata*, *Lamprometra klunzingeri*, *Heterometra savignii* and *Capillaster multiradiatus* (Barnard, 1950 ; Holthuis, 1953 ; Miyake, 1960 ; Baba, 1969 ; Lewinsohn, 1969). No additional records are available other than " on crinoids ". The commensal hosts here identified are : *Comanthina schlegeli*, *Comanthus bennetti*, *C. parvicirrus*, *Capillaster multiradiatus*, *Stephanometra spicata* and *Himerometra robustipinna*.

Distribution. — Including the form having epipods on P1-P3, this species is widely known from the Red Sea southward along the east coast of Africa, eastward to the Fiji Islands via the Malayan Archipelago (type-locality : Philippines), northward to Japan and southward to eastern and western Australia.

REFERENCES

Adams, A., & A. White, 1848. — Crustacea. The zoology of the voyage of H.M.S. Samarang, under the command of Captain Sir Edward Belcher, C.B., F.R.A.S., F.G.S., during the years 1843-1846. London, Benham and Reeve, 66 + viii p., 13 pls.

Baba, K., 1969 *a*. — Four new genera with their representatives and six new species of the Galatheidae in the collection of the Zoological Laboratory, Kyushu University, with redefinition of the genus *Galathea*. *Ohmu*, **2** : 1-32.

— 1969 *b*. — New addition to the galatheid fauna of Japan (Crustacea, Anomura). *Ohmu*, **2** : 33-40.

— 1972. — A new species of the galatheidean Crustacea from the Ryukyu Islands (Decapoda, Anomura). *Mem. Fac. Educ. Kumamoto Univ., sect.* 1, *Nat. Sci.*, **20** : 43-48.

— 1977. — Biological results of the Snellius Expedition XXVIII. The galatheid Crustacea of the Snellius Expedition. *Zoöl. Meded., Leiden*, **50** : 243-259.

Barnard, K. H., 1950. — Descriptive catalogue of South African decapod Crustacea. *Ann. S. Afr. Mus.*, **38** : 1-837.

Gordon, I., 1935. — Anomura (excluding Paguridea). Résultats scientifiques du voyage aux Indes Orientales Neerlandaises de LL.AA.RR. le Prince et la Princesse Leopold de Belgique. *Mem. Mus. r. Hist. nat. Belg.* (*Hors ser.*), **3** : 1-12.

Haig, J., 1973. — Galatheidea (Crustacea, Decapoda, Anomura) collected by the F.I.S. Endeavour. *Rec. Aust. Mus.*, **28** : 269-289.

Henderson, J. R., 1885. — Diagnoses of the new species of Galatheidea collected during the "Challenger" Expedition. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 5, **16** : 407-421.

— 1888. — Report on the Anomura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. *Rep. sci. Res. Voyage H.M.S. Challenger, Zool.*, **27** : i-xi + 1-221, pls. 1-21.

Holthuis, L. B., 1953. — Enumeration of the decapod and stomatopod Crustacea from Pacific coral islands. *Atoll Res. Bull.*, **24** : 1-66, 2 maps.

Lewinsohn, Ch., 1969. — The second Israel South Red Sea Expedition, 1965. Report No. 6. Die Anomuren des Roten Meeres (Crustacea Decapoda : Paguridea, Galatheidea, Hippidea). *Zool. Verh., Leiden*, **104** : 1-213, pls. 1-2.

De Man, J. G., 1888. — Bericht über die von Herrn Dr J. Brock im indischen Archipel gesammelten Decapoden und Stomatopoden. *Arch. Naturgesch.*, **53** : 215-600, pl. 7-22a.

— 1902. — Die von Herrn Prof. W. Kükenthal im Indischen Archipel gesammelten Dekapoden und Stomatopoden. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.*, **25** : 467-929, pl. 19-27.

Melin, G., 1939. — Paguriden und Galatheiden von Prof. Dr. Sixten Boeks Expedition nach den Bonin-Inseln 1914. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, ser. 3, **18** : 1-119.

Miyake, S., 1938. — Galatheids obtained from Oshima, Prov. Kii. *Annot. zool. Japon.*, **17** : 37-42.

— 1960. — Decapod Crustacea, Anomura. *In* : Okada, Y. K. & T. Uchida, Encyclopedia zoologica illustrated in colours, Tokyo, **4** : 89-97, pls. 44-48 (in Japanese).

Miyake, S., & K. Baba, 1965. — Some galatheids obtained from the Bonin Islands (Crustacea, Anomura). *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **13** : 585-593.

Miyake, S., & K. Baba, 1966. — Descriptions of galatheids collected from coral reefs of the Ryukyu Islands. *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **14** : 57-79.

Miyake, S., & K. Baba, 1967. — Descriptions of new species of galatheids from the Western Pacific. *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, **14** : 203-212.

Ortmann, A., 1892. — Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums IV. Die Abtheilungen Galatheidea und Paguridea. *Zool. Jahrb., Syst.*, **6** : 241-326, pls. 11, 12.

Paulson, O., 1875. — Izsledovanija rakoobraznykh Krasnago Morya s zametkami otnositel'no rakoobraznykh drugikh morei. Chast I. Podophthalmata i Edriophthalmata (Cumacea). Kiev, S. V. Kul'zhenko, 144 + xiv p., 21 pls.

Potts, F. A., 1915. — The fauna associated with the crinoids of a tropical coral reef : with especial reference to its color variations. *Pap. Dept. mar. Biol. Carnegie Instn. Wash* , **8** : 71-96, pl. 1.

Stimpson, W., 1858. — Prodromus descriptionis animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Pars VII. Crustacea Anomura. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **10** : 225-252.

Manuscrit déposé le 5 juillet 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section A, nº 3 : 659-684.

La région pelvi-cloacale de *Dibamus* (Squamata, Reptilia). Nouvelle contribution à sa position systématique

par Jean-Pierre Gasc et Sabine Renous *

Résumé. — L'étude de tous les composants anatomiques de la région pelvi-cloacale de *Dibamus* apporte des arguments nouveaux dans le débat concernant la position systématique de ce Squamate.

Il a toujours été difficile d'inclure dans les familles de Sauriens les formes à membres réduits. En effet, ces dernières présentent non seulement une mosaïque de caractères, mais aussi de profondes modifications, liées aux relations différentes entretenues avec le milieu. C'est pourquoi il ne nous paraît pas possible de placer *Dibamus* dans une famille de Sauriens, bien que certaines affinités avec les Pygopodidés puissent être dégagées. En outre, les caractères avancés par les auteurs pour inclure *Dibamus* parmi les Serpents nous paraissent relever du domaine de la convergence.

Il n'est pas exclu qu'en envisageant un plus grand nombre de caractères et en considérant les formes maintenues jusqu'alors en marge, l'ensemble de la classification des Squamates ne soit remise en question, pour rendre compte de la grande richesse évolutive du groupe.

Abstract. — The study of all the anatomical components of the pelvi-cloacal region brings new arguments in the debate about the systematic position of this Squamate.

The classification of the forms with reduced limbs rises great difficulties. They show at once a mosaic of characters and important modifications, in connection with their particular environmental relationships. For instance, even if *Dibamus* shares some features in common with the Pygopodids, it could not be placed among any Saurian family. Besides, the characters chosen by diverse authors to support its inclusion among the Snakes, are relevant for us to convergence.

We may suspect that, in the future, with an increased number of characters and the study of problematical forms, the whole classification of the Squamata will be revised to express all the evolutive capacities of the group.

Introduction

Le genre *Dibamus* représente à lui seul une lignée de Squamates depuis longtemps engagée dans la voie serpentiforme. C'est du moins ce que suggèrent les caractères jusqu'ici étudiés. En effet, considérés isolément, ces caractères conduisent à des rapprochements variés qui placent *Dibamus* au voisinage de groupes systématiques parfois éloignés. Sa position systématique n'a d'ailleurs cessé d'être discutée depuis le XIXe siècle. D'abord proposé comme Saurien, il fut rangé dans l'ensemble scincomorphe ; Duméril et Bibron (1839) en faisaient avec les Anelytropsidés un « Scincoïdien typhlophtalme ». Considéré

* *Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris.*

comme l'extrémité d'un rameau scincoïde jusqu'au milieu du XXe siècle, UNDERWOOD (1957) le rapprocha ensuite des Gekkotiens dans lesquels étaient inclus les Pygopodidés. Si un tel classement apportait des arguments intéressants il n'était pas encore convaincant. Aussi l'appartenance de *Dibamus* à l'ensemble des Sauriens fut-elle mise en doute (GASC, 1968) avant que d'autres travaux anatomiques sur l'encéphale et le crâne (SENN et NORTHCUTT, 1973 ; HAAS, travail en cours) ne mettent en relief les caractères communs avec les Serpents, notamment des formes souterraines comme les Typhlopidés.

Dibamus, autrefois peu connu, conquiert de plus en plus l'intérêt des Zoologues. Sa répartition géographique paraît relativement restreinte puisqu'il est localisé aux îles Moluques, Célèbes et Nicobars, en Nouvelle-Guinée et en Inde. La répartition des Pygopodidés est également limitée ; on les trouve en Nouvelle-Guinée et en Australie. Les Scincidés occupent l'Australie, l'Indonésie et de nombreuses îles du Pacifique tandis que les Typhlopidés sont présents sur tous les continents et dans les deux hémisphères jusqu'à une latitude supérieure à 40°.

Par la mosaïque de ses caractères, *Dibamus* illustre bien la difficulté de l'étude des Squamates serpentiformes : des traits anatomiques sont partagés avec d'autres reptiles probablement pour des raisons phylogénétiques, mais le doute subsiste pour certains qui peuvent être associés soit à l'organisation serpentiforme soit au mode de vie souterrain.

La comparaison avec des Squamates de structure apparemment voisine doit prendre en compte le fait que la tendance apode s'est manifestée de façon indépendante (GASC, RENOUS, 1976) dans les différentes lignées de ces Lépidosauriens et que les rapports entre les caractères impliqués dans cette tendance sont, semble-t-il, chaque fois différents.

La région pelvi-cloacale, qui constitue une charnière entre plusieurs systèmes anatomiques, nous a paru très importante à considérer chez cet animal d'autant plus que son organisation nous est maintenant connue chez de nombreux Squamates serpentiformes (RAYNAUD, GASC, RENOUS & PIEAU, 1973, 1975 ; GASC, RENOUS, 1974 ; RENOUS, 1977).

I. MORPHOLOGIE EXTERNE

Dibamus est un Squamate d'allure serpentiforme dont le corps allongé, de diamètre pratiquement constant, ne montre pas de rétrécissement caudal marqué. L'extrémité de la queue est arrondie, ressemblant ainsi à l'extrémité céphalique (fig. 1). L'écaillure (écailles cyclo-hexagonales imbriquées) est homogène sur tout le corps. Toutefois, dans la région de la lèvre craniale du cloaque, une rangée de 3 écailles plus grandes précède la rangée d'écailles préanales proprement dites, qui sont très petites. De chaque côté de ces 3 écailles une dépression est visible chez la femelle, alors que chez le mâle apparaît l'extrémité en forme de nageoire des appendices. La longueur totale des neuf exemplaires étudiés est comprise entre 170 et 200 mm [1] ; la queue représente moins du tiers de cette longueur, proportion qui rappelle celle des Scincidés souterrains tels que *Acontias* et *Typhlosaurus*. Il semble que les mâles possèdent une queue relativement plus longue (16 à 17 % de la longueur totale) que celle des femelles (12 %), du moins lorsqu'elle n'a pas subi d'autotomie. L'allongement du corps de l'animal est en rapport avec le nombre élevé de vertèbres présacrées.

1. Nous remercions ici le Dr H. SAINT-GIRONS, Directeur de Recherche au Centre national de la Recherche scientifique, qui nous a donné les spécimens étudiés.

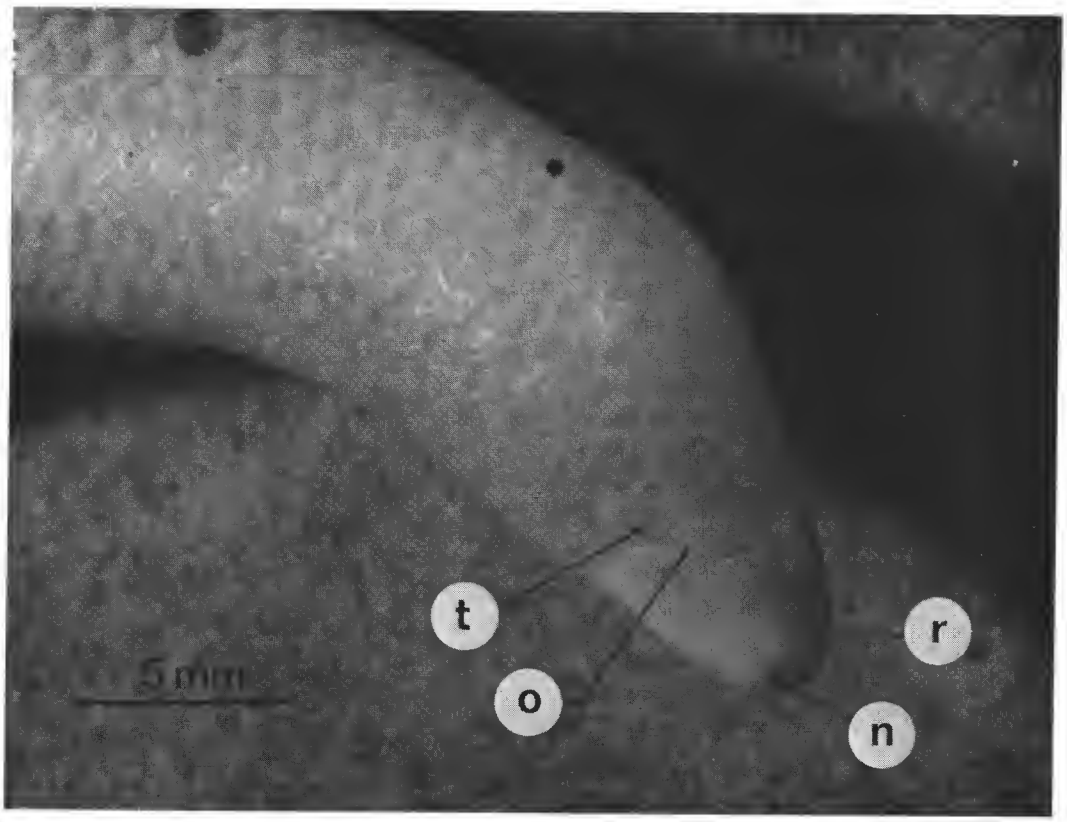


Fig. 1. — Extrémité céphalique.
n., narine externe ; o., écaille oculaire avec l'œil ; r., rostre arrondi ; t., écaille temporale.

Il dépasse 110 unités et constitue la limite supérieure atteinte par les Sauriens, au-delà donc des Scincidés souterrains, *Typhlosaurus vermis* (107), et des Pygopodidés souterrains, *Aprasia* (110) (Hoffstetter et Gasc, 1969).

II. Morphologie interne (du mâle)

Ostéologie

1. **Axe vertébral**

Le sacrum est constitué de deux vertèbres dont les pleurapophyses, très courtes, fusionnent sur toute leur longueur (pas de foramen sacrale) formant l'articulation ilio-sacrée principale. Malgré l'absence de données embryologiques on peut supposer que ces

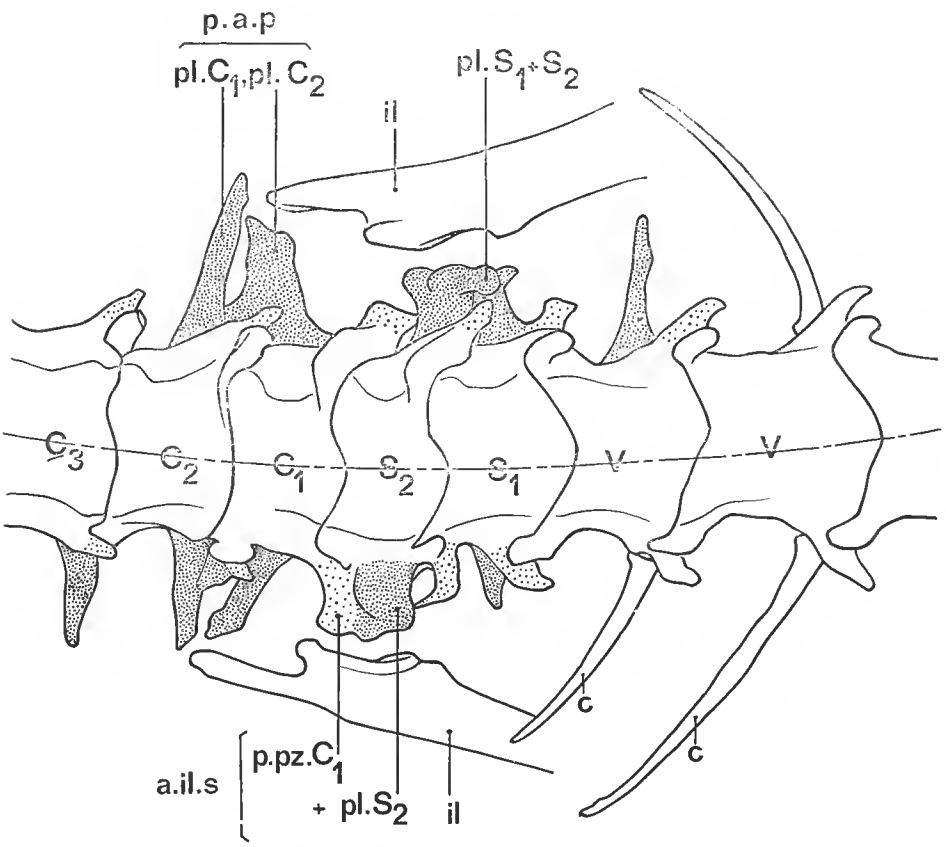


Fig. 2. — Sacrum dissymétrique (vue dorsale).
a.il.s., articulation ilio-sacrée (entre il., ilion et p.pz.C_1, processus prézygapophysaire de la première vertèbre caudale soudé à pl.S_2, pleurapophyse de la seconde vertèbre sacrée, d'une part, ou pl.S_1 et pl.S_2, les pleurapophyses des deux vertèbres sacrées) ; p.a.p., point d'appui postérieur entre il., ilion et pl.C_1, pleurapophyse de la première vertèbre caudale ; et pl.C_2, pleurapophyse de la seconde vertèbre caudale ; c., les dernières côtes du trone ; C_1, C_2, C_3 ... les premières vertèbres caudales ; S_1 et S_2, les deux vertèbres sacrées ; V_{112} et V_{111}, les deux dernières vertèbres présacrées.

pleurapophyses représentent, comme chez les Sauriens, les côtes sacrées. Les pleurapophyses des deux premières vertèbres caudales, longues et dirigées ventro-latéralement, atteignent le bord postérieur de l'ilion et sont responsables de liaisons supplémentaires entre ce dernier et l'arc vertébral. Le processus prézygapophysaire de la deuxième vertèbre caudale vient s'appliquer obliquement vers l'avant sur les côtes sacrées et peut entrer en contact avec l'ilion. Comme il est fréquent chez les Sauriens, la composition du sacrum peut être asymétrique, à titre de variation individuelle. Dans le cas où la première vertèbre sacrée ne participe plus à l'articulation ilio-sacrée, le processus prézygapophysaire de la première caudale s'unit à la côte de la deuxième sacrée pour réaliser cette articulation (fig. 2).

La pleurapophyse de la première vertèbre caudale porte une lame sur sa face dorsale,

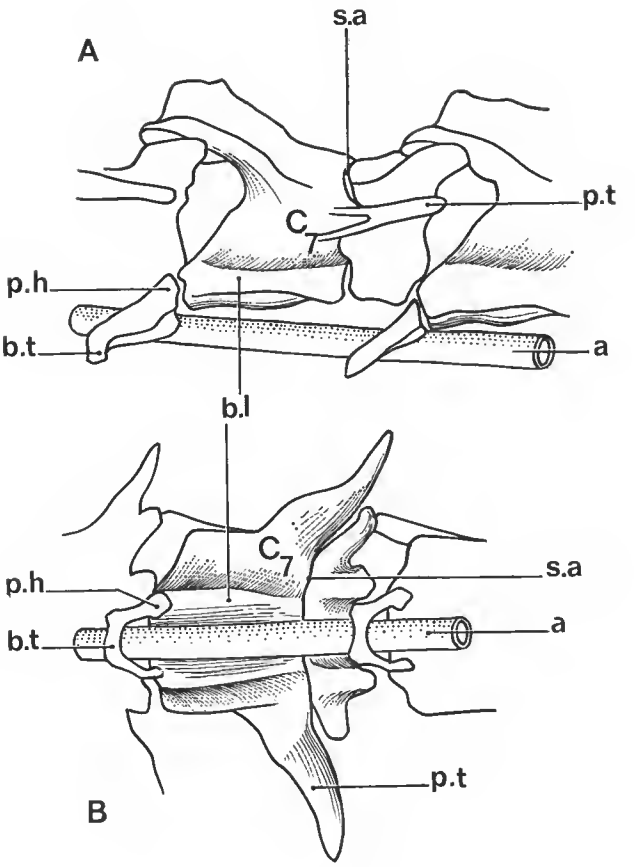


Fig. 3. — Vertèbres caudales (au niveau de la 7e) : A, vue latérale ; B, vue ventrale.
a., aorte ; b.l., bourrelets longitudinaux ; b.t., barre transversale des hémapophyses ; p.h., pédicelles hémapophysaires ; p.t., processus transverse ; s.a., scissure autotomique.

et celle de la deuxième caudale un simple relief. Elle correspond à deux lymphapophyses. Les premières hémapophyses apparaissent entre la quatrième et la cinquième vertèbre caudale. La face ventrale du centrum des vertèbres caudales montre deux bourrelets longitudinaux s'épaississant vers l'arrière et recevant chacun la base d'un pédicelle hémapophysaire. Distalement les pédicelles s'unissent pour former une barre transversale, et non pas un prolongement médio-ventral (fig. 3). La première fissure autotomique se situe au niveau de la septième vertèbre caudale et, passant en avant du processus transverse, elle partage ce dernier en deux parties inégales (fig. 3).

La dernière vertèbre présacrée porte une paire de côtes courtes (qui peuvent être ankylosées). Les trois paires précédentes, de longueur croissante vers l'avant, recouvrent la moitié ventrale de l'ilion et ne possèdent pas de segments cartilagineux distaux (sternocostaux) comme les autres côtes de la région postérieure du tronc (fig. 4).

2. **Ceinture pelvienne** (fig. 4)

Aucune suture ne partage la ceinture ; il n'est donc pas possible de reconnaître trois constituants. La cavité acétabulaire étant située dans la portion tout à fait ventrale de cette pièce unique, on est en droit de penser que l'ilion en constitue la majeure partie. La lame iliaque est élargie au niveau de l'attache sacrée et montre un processus postéro-ventral. Elle est orientée vers l'avant en direction ventrale et légèrement en dehors et elle s'épaissit au voisinage de la cavité acétabulaire. Celle-ci est largement ouverte sur le bord postérieur de l'os. Ventralement la ceinture prend une section triangulaire avec un angle antérieur, un angle postéro-latéral et un postéro-médial accentué par la présence d'un processus très saillant. Dans sa partie antérieure, on observe une perforation circulaire de l'os empruntée par le nerf obturateur.

3. **Le membre**

Le fémur est situé dans un plan parasagittal ; toutefois son extrémité distale se porte un peu ventralement et en dehors. La tête, peu distincte de la diaphyse, repose par sa face médiale dans l'acétabulum. Le trochanter naît sur le bord ventral et se dirige médio-dorsalement. La face latérale de l'os est occupée dans son tiers proximal par une crête et dans sa moitié distale par une dépression en gouttière (fig. 4 et 5). Les condyles articulaires pour le zeugopode sont terminaux.

Tibia et péroné sont distincts proximalement ; ils s'unissent dans la moitié distale et s'articulent avec une pièce conique.

4. **Les compléments tendino-aponévrotiques**

On reconnaît deux parties dans l'ensemble fibreux qui relie les pièces squelettiques à la paroi ventrale du corps. Une première établit un pont entre la face médiale de l'ilion, au-dessous de l'articulation ilio-sacrée principale, et l'origine fibreuse du muscle transverse ventral de la ceinture. Une seconde unit cette dernière région à la commissure cloacale par deux brides superposées. Il s'établit donc, chez *Dibamus*, un même type de relation que chez les autres Sauriens, entre trois points : portion dorsale de l'ilion, origine du muscle transverse ventral de la ceinture et commissure cloacale.

Toutefois, la partie iliaque bifurque et envoie aussi une bride à l'extrémité proximale du tibia, ce qui limite les possibilités de mouvement de ce dernier.

Myologie

1. **Les muscles de la charnière tronco-sacrée**

Épisome

L'ilio-costal du tronc comporte, dans sa région postérieure, trois parties. Une première, la plus dorsale, est constituée de faisceaux d'origine antérieure costale qui passent sans relais

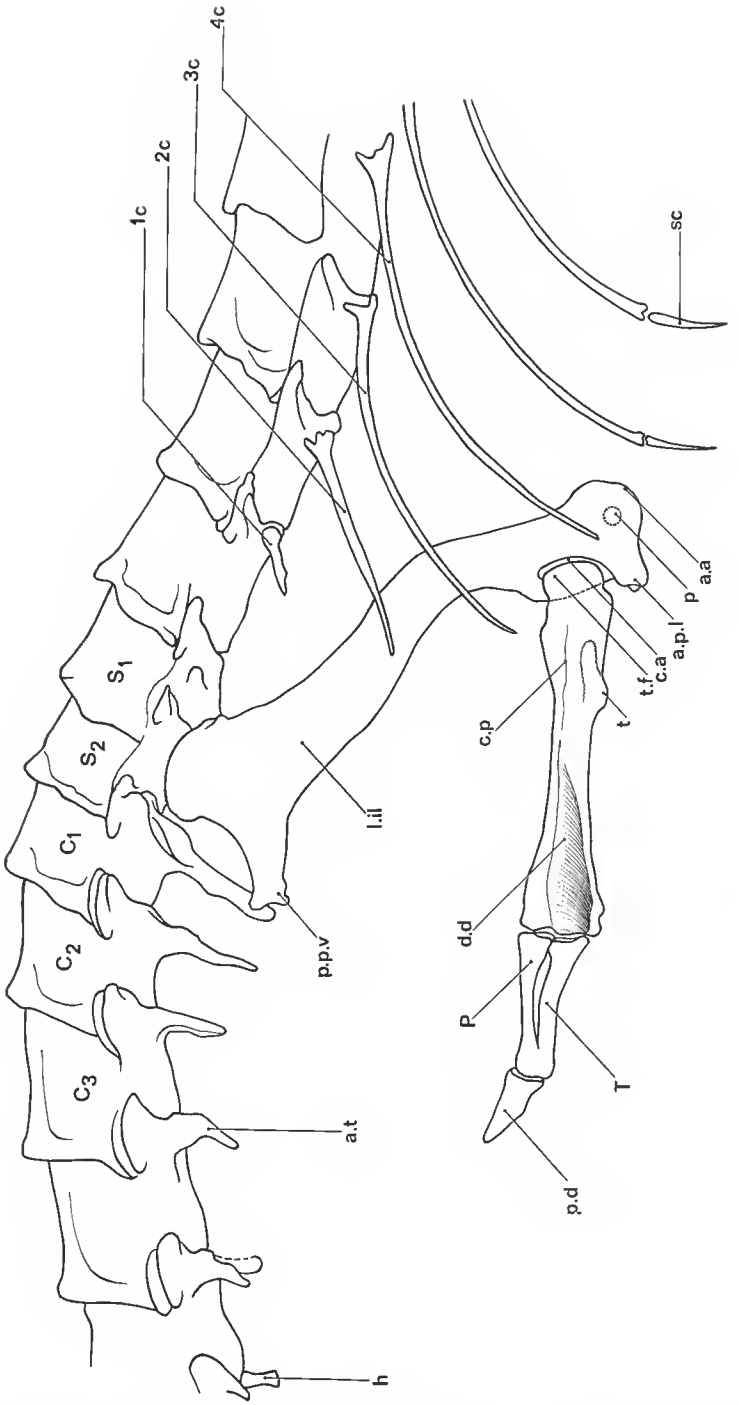


Fig. 4. — Ostéologie de la région pelvienne (vue latérale) — membre postérieur droit.

a.a., angle antérieur de l'extrémité ventrale de la ceinture ; a.p.l., angle postéro-latéral de l'extrémité ventrale de la ceinture ; a.t., apophyse transverse ; C_1, C_2, C_3 ... premières vertèbres caudales ; c.a., cavité acétabulaire ; c.p., crête proximale du fémur ; 1c, 2c, 3c... dernières côtes du tronc ; d.d., dépression distale du fémur ; h., hémapophyse ; l.il., lame iliaque ; p., perforation de l'extrémité ventrale de la ceinture ; P., péroné ; p.d., pièce conique distale du membre pelvien ; p.p.v., processus postéro-ventral de l'ilion ; S_1 et S_2, vertèbres sacrées ; sc., sternocostaux ; t., trochanter fémoral ; T., tibia ; t.f., tête fémorale.

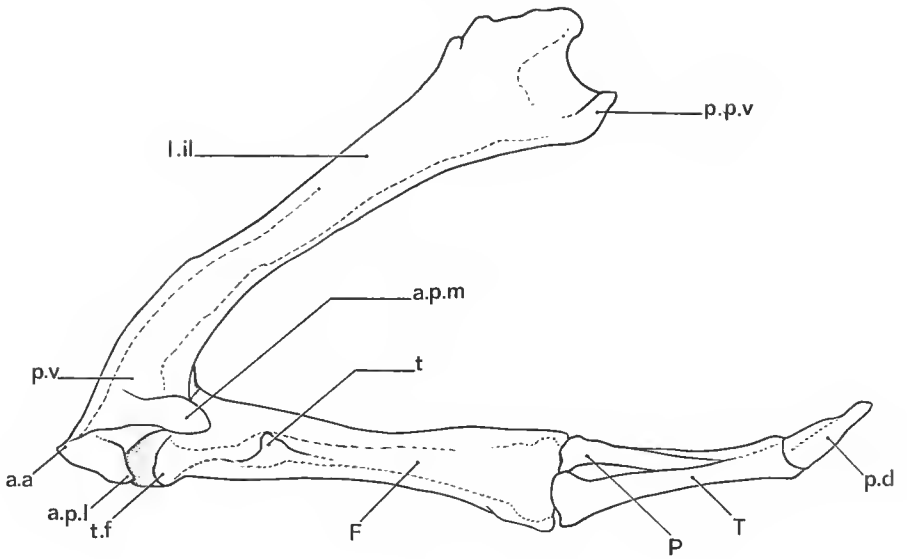


Fig. 5. — Ostéologie de la région pelvienne (vue médiale).
a.a., angle antérieur de la partie ventrale de la ceinture ; a.p.l., angle postéro-latéral ; a.p.m., angle postéro-médial ; F., fémur ; l.il., lame iliaque ; p.d., pièce conique distale ; p.p.v., processus postéro-ventral de l'ilion ; p.v., partie ventrale de la ceinture ; P., péroné ; t., trochanter fémoral ; T., tibia ; t.f., tête fémorale.

latéralement par rapport à l'ilion. Chaque faisceau entre en relation avec un tendon du long dorsal et le dernier se termine en biseau à la base de la queue.

Une seconde comprend des faisceaux issus des côtes les plus postérieures du tronc, à l'exception des trois dernières. Ils passent sans relais et se fondent dans la masse de l'ilio-costal de la queue.

Une dernière se compose de deux courts faisceaux détachés des deux dernières côtes du tronc. Ils gagnent le bord ventral de la pointe caudale de l'ilion (fig. 6).

Les faisceaux constitutifs du muscle long dorsal couvrent 5 espaces intervertébraux, entre leur origine caudale et profonde sur le processus prézygapophysaire et leur tendon terminal bifurqué superficiel dont la branche latérale est en continuité avec un faisceau de l'ilio-costal du tronc (Gasc, 1968, fig. 12).

Hyposome

Le muscle oblique externe (fig. 6) comprend deux couches issues des côtes, à l'exception des deux dernières. Elles convergent vers l'arrière sur une lame fibreuse ventrale qui se divise en deux parties : l'une gagne le raphé médian qui sépare deux massifs glandulaires appliqués contre la face ventrale des cuisses, l'autre contourne le fémur par sa face ventrale en direction médiale et se fixe sur le processus postéro-médial de la ceinture.

Le muscle droit abdominal se compose de deux couches (fig. 6). La couche superficielle (*m. rectus abd. superficialis*) s'accole vers l'arrière à la partie de l'oblique externe qui con-

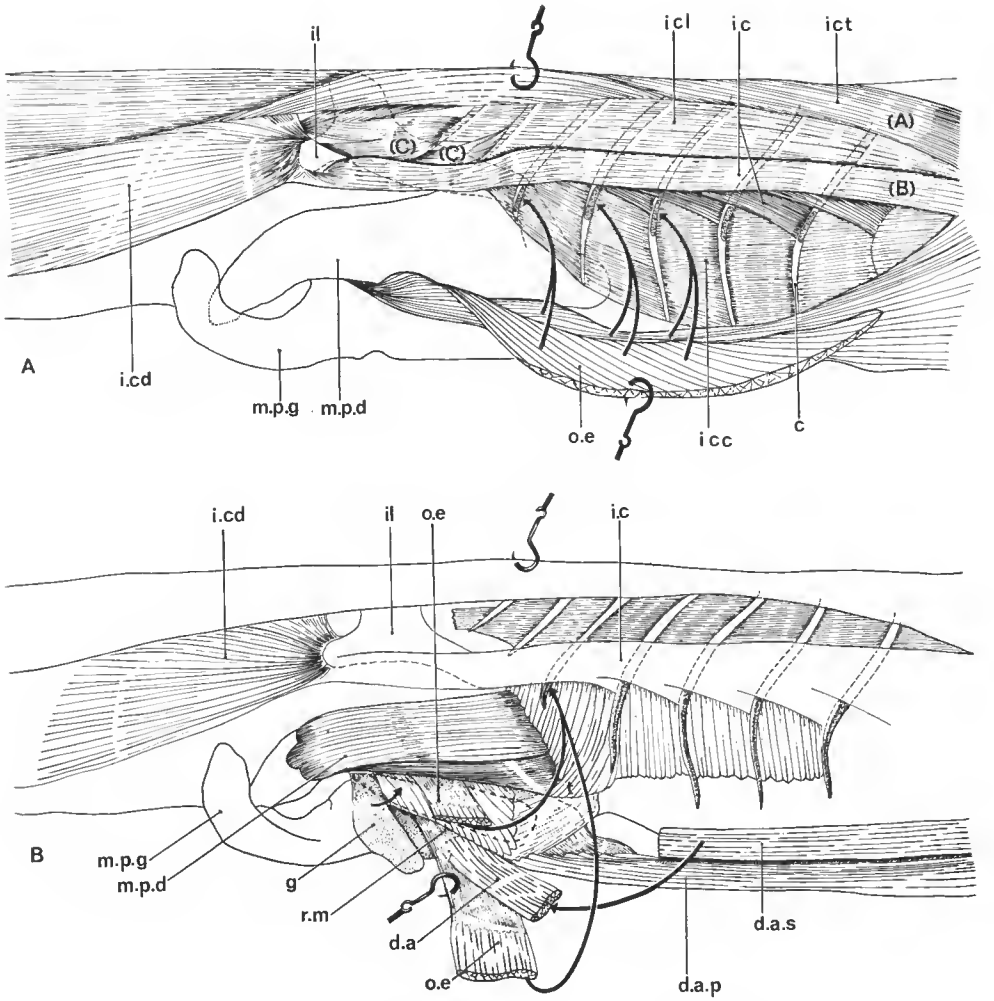


Fig. 6. — Organisation de l'ilio-costal et des muscles de l'hyposome au niveau de la charnière tronco-sacrée : A, partie dorsale de l'ilio-costal du tronc (i.C.t.) ; B, partie ventrale de l'ilio-costal du tronc se fondant dans la masse de l'ilio-costal de la queue (I.cd.) ; C, les deux faisceaux courts de l'ilio-costal du tronc gagnant l'ilion.

d.a., m. droit abdominal ; d.a.p., m. droit abdominal profond ; d.a.s., m. droit abdominal superficiel ; g., glande précloacale ; m.p.d., membre postérieur droit ; m.p.g., membre postérieur gauche ; o.c., m. oblique externe ; r.m., raphé médian ; t., transverse.

tourne le fémur. La couche profonde (*m. rectus abd. profundus*) se fixe sur une lame fibreuse qui unit le processus postéro-médial de la ceinture au raphé médian.

En arrière de l'oblique externe apparaît le muscle transverse de l'abdomen dont les dernières fibres s'appliquent sur l'extrémité ventrale de la ceinture et s'attachent avec l'oblique externe sur le processus postéro-latéral de celle-ci (fig. 6).

2. Les muscles de la charnière sacro-caudale

Épisome

Le muscle ilio-costal de la queue naît du processus postéro-ventral de l'ilion et gagne vers l'arrière les apophyses transverses. Le long dorsal, dépassant la base de la queue, se termine au niveau de la huitième vertèbre caudale.

Hyposome

Le muscle abducteur latéral de la queue naît par une lame fibreuse du bord ventral de l'ilion et par des fibres charnues de la pleurapophyse de la deuxième vertèbre sacrée et de celles des cinq premières vertèbres caudales. Il se termine sans attache dans la musculature segmentaire de la queue, approximativement au niveau du corps de la 8e vertèbre caudale. Un vaste ensemble musculaire s'étend dorsalement entre la dernière vertèbre du tronc et la 8e vertèbre caudale.

Deux éléments superficiels constituent une cloison qui cache en arrière l'hémipénis. Ils nous paraissent appartenir à la musculature cloacale. Dans un plan moyen, se situent deux autres éléments (fig. 7). L'antérieur unit la région sacrée à la partie crânial de la lame fibreuse, origine du muscle transverse de la ceinture ; le postérieur unit les vertèbres caudales 2 à 5 à la partie précommissurale de la même lame. Ces deux parties représentent le *m. sacrocaudalis* (Ribbing, 1938), synonyme de *m. sacrocruralis* (Nishi, 1912). Les éléments profonds se composent d'un caudo-fémoral *s.s.*, et d'un ischio-caudal.

Les fibres du premier, nées des vertèbres caudales 1 à 4 et des deux premières hémapophyses, convergent sur un tendon qui gagne le trochanter fémoral (et peut-être le zeugopode).

Les fibres du second proviennent des trois hémapophyses suivantes et convergent de même sur un tendon qui gagne, parallèlement au précédent, la face médiale de la ceinture à hauteur de l'acétabulum ; ce tendon reçoit aussi trois faisceaux issus de la glande cloacale dorsale et de la paroi latérale du cloaque.

3. Les muscles de l'ouverture cloacale et des hémipénis

Le muscle transverse ventral de la ceinture naît à la rencontre de deux brides tendineuses issues respectivement de l'ilion et de la commissure cloacale. Les deux moitiés symétriques s'affrontent sur la ligne médiane.

Le muscle transverse de la lèvre crânial du cloaque s'attache sur la bride qui entre en relation avec la commissure cloacale et, comme le précédent, se termine sur la ligne médio-ventrale.

Le muscle oblique du cloaque, superficiel, s'étend jusqu'à l'extrémité de la lèvre caudale.

Parmi les deux muscles qui constituent une véritable cloison superficielle cachant les hémipénis, le plus antérieur naît du corps des vertèbres sacrées et des 3 premières caudales, et se termine sur la portion commissurale du système tendino-aponévrotique, au contact de l'oblique du cloaque et sur la partie antérieure de la gaine de l'hémipénis. L'autre, issu

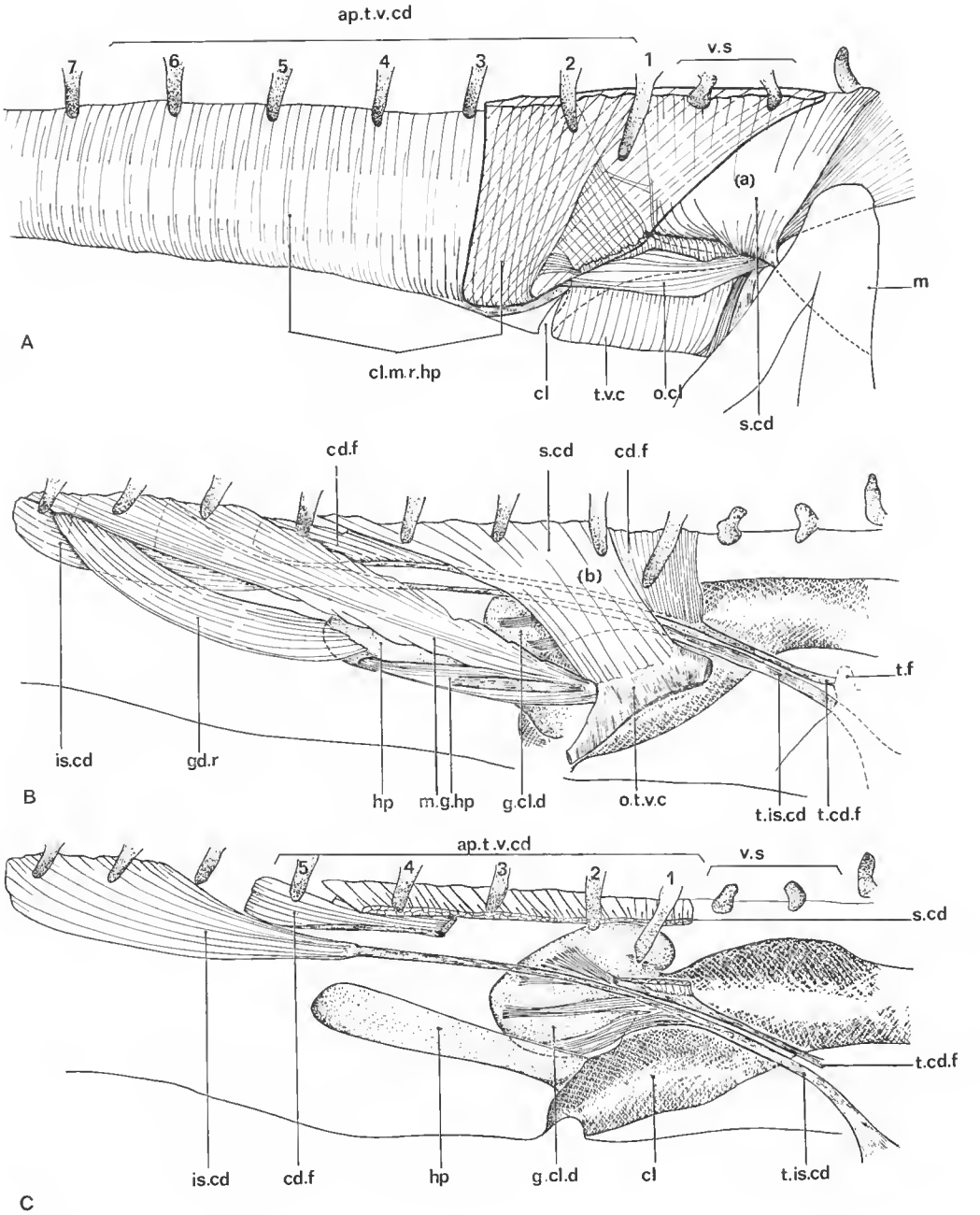


Fig. 7. — Région cloacale : A, plan superficiel ; B, plan moyen ; C, plan profond.
ap.t.v.cd., apophyses transverses des vertèbres caudales ; cd.f., m. caudo-fémoral ; cl., cloaque et ouverture cloacale ; cl.m.r.hp., cloison musculaire recouvrant l'hémipénis ; g.cl.d., glande cloacale dorsale ; gd.r., m. grand rétracteur ; hp., hémipénis ; is.cd., m. ischio-caudal ; m., membre pelvien droit ; m.g.hp., muscles de la gaine de l'hémipénis ; o.cl., m. oblique du cloaque ; o.t.v.c., origine fibreuse du muscle transverse ventral de la ceinture ; s.cd., muscle sacro-caudal (a et b) ; t.cd.f., tendon du m. caudo-fémoral ; t.f., trochanter fémoral ; t.is.cd., tendon du m. ischio-caudal ; t.v.c., muscle transverse ventral de la ceinture ; v.s., vertèbres sacrées.

des huit premières vertèbres caudales, enveloppe complètement la gaine des hémipénis jusqu'à la ligne médio-ventrale où il se termine.

Sur l'extrémité antérieure de la gaine de l'hémipénis s'insèrent deux muscles. Le plus volumineux gagne l'axe vertébral vers l'arrière au niveau des 6e, 7e et 8e vertèbres. L'autre s'attache latéralement le long de la gaine de l'hémipénis. Sur l'extrémité postérieure de celle-ci se fixe le muscle grand rétracteur qui atteint la 8e vertèbre caudale (fig. 7).

4. Les muscles de la ceinture et des membres

Un tendon dorso-ventral unissant les extrémités proximales de l'ilion et du tibia sert d'axe à toute la musculature de la ceinture et du fémur. Dans sa moitié distale il prend la forme d'une gouttière ouverte antérieurement, dans laquelle coulisse le bord postérieur d'une lame aponévrotique. Cette dernière, libre ventralement, est reliée dorso-médialement à la région cloacale, au niveau de l'origine crânial du muscle oblique du cloaque. Du bord antérieur du tendon se détache une aponévrose superficielle qui recouvre la face latérale de la cuisse. Ce tendon et l'aponévrose superficielle limitent donc l'amplitude des mouvements dorso-ventraux du membre postérieur tandis que la lame aponévrotique antérieure reliée à la région cloacale limite les mouvements latéraux. Les déplacements des différents segments sont donc à la fois réduits et guidés par le système aponévrotique.

Les muscles propres de la ceinture (fig. 8)

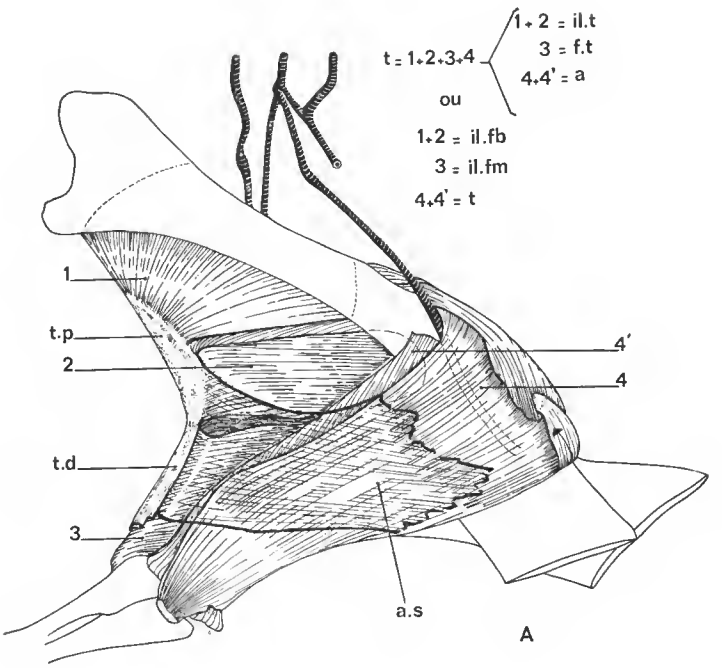
Le muscle pubo-ischio-fémoral comprend deux éléments dorsaux qui se terminent sur le système tendino-aponévrotique et deux éléments ventraux qui gagnent l'extrémité proximale du fémur.

Des deux premiers cités, le plus dorsal (5) naît sur le bord dorso-médial de l'ilion et s'attache sur la partie supérieure de la lame aponévrotique ; le second (6) provient du bord antéro-latéral de la ceinture au niveau de l'acétabulum et gagne une grande partie de la lame aponévrotique ventralement à l'attache du muscle précédent. Des deux suivants, l'un (8) provient de la partie ventrale triangulaire de la ceinture et rejoint la face médiale du fémur au niveau de la partie antérieure de sa diaphyse ; l'autre, issu respectivement des angles antérieur et postéro-latéral de la section triangulaire ventrale de la ceinture, se fixe sur l'extrémité du trochanter fémoral (7 et 7').

Les deux premiers pourraient correspondre au muscle pubo-ischio-fémoral externe des Lézards quadrupèdes, tandis que les deux autres pourraient représenter le muscle pubo-ischio-fémoral interne.

Les muscles du membre (fig. 8)

Un élément dorsal (1) en éventail naît de la face médiale de la lame iliaque. L'ensemble de ses fibres convergent sur le tendon ilio-tibial. Un second (2), également issu de la face médiale de l'ilion au-dessus de l'acétabulum, gagne le bord antérieur du même tendon depuis le bord ventral du muscle précédent jusqu'au début de la gouttière tendineuse. Un troisième (3), né du bord dorsal ainsi que d'une partie de la face médiale du fémur, s'attache sur la lame aponévrotique par ses fibres courtes sur tout son bord ventral et par ses fibres longues sur toute la longueur de la coulisse.



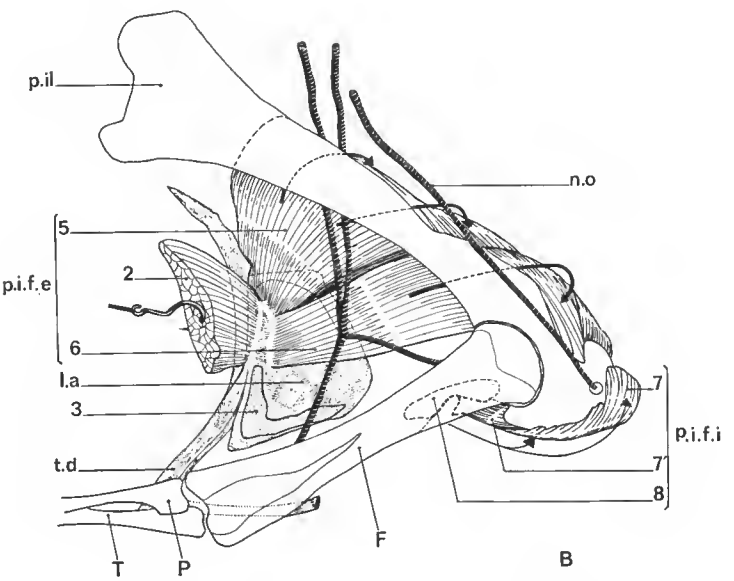


Fig. 8. — Musculature de la ceinture et du fémur : A, plan superficiel ; B, plan profond.
a., m. ambiens ; a.s., aponévrose superficielle ; F., fémur ; f.t., m. fémoro-tibial ; il.fb., m. ilio-fibulaire ; il.fm., m. ilio-fémoral ; il.t., m. ilio-tibial ; l.a., lame aponévrotique ; n.o., nerf obturateur ; P., péroné ; p.i.f.e., m. pubo-ischio-fémoral externe ; p.i.f.i., m. pubo-ischio-fémoral interne ; T., tibia ; t., m. triceps ; t.d., partie distale du tendon dorso-ventral ; t.p., partie proximale du tendon dorso-ventral ; 1 et 2, éléments de l'ilio-fibulaire ou de l'ilio-tibial ; 3, m. ilio-fémoral ou fémoro-tibial ; 4 et 4′, m. ambiens ; 5 et 6, éléments du m. pubo-ischio-fémoral externe ; 7, 7′ et 8, éléments du m. pubo-ischio-fémoral interne.

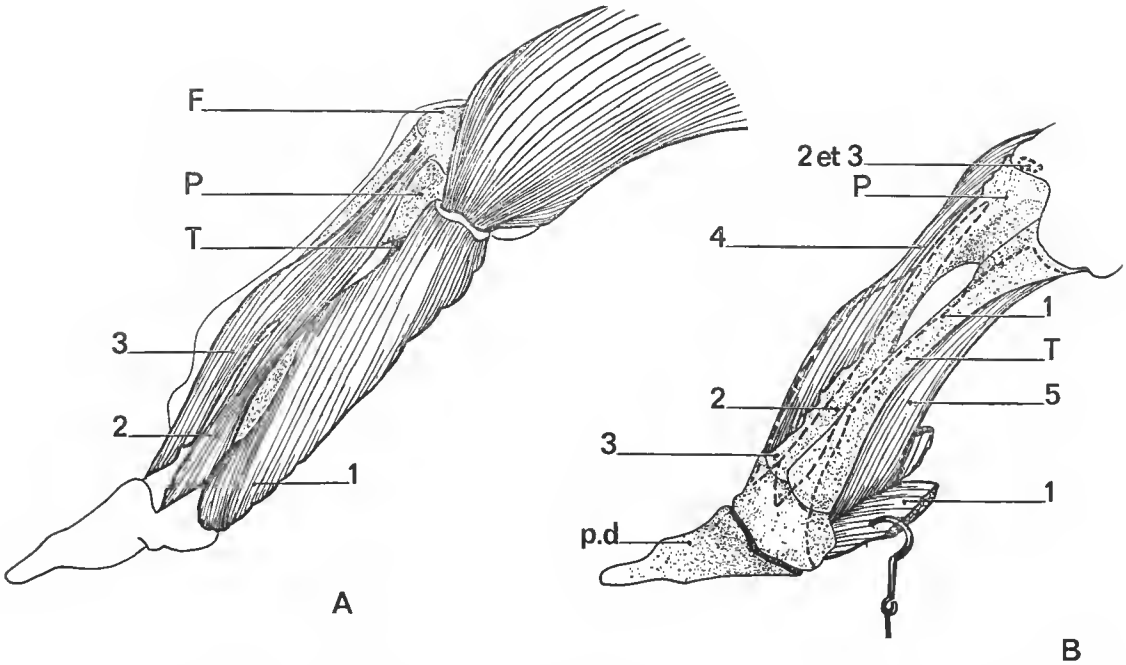


Fig. 9. — Face latérale de la jambe droite : A, plan superficiel ; B, plan profond. Les attaches musculaires sont indiquées en tirets.
F., fémur ; P., péroné ; p.d., pièce conique distale ; T., tibia ; 1 à 5, unités musculaires.

De la face latérale postacétabulaire de la ceinture naît une large nappe musculaire (4) qui converge distalement sur le bord antérieur de la tête tibiale. Un élément musculaire plus court (4′), dorsal par rapport au précédent, se termine au niveau de la diaphyse.

Médialement, deux unités, l'une issue de l'angle postéro-latéral, l'autre de l'angle postéro-médial de l'extrémité ventrale de la ceinture, convergent sur le processus de l'extrémité proximale du tibia qui reçoit également le tendon ilio-tibial.

Dans un tel arrangement musculaire il est relativement difficile de reconnaître avec précision les unités décrites chez les Squamates quadrupèdes. Nous pouvons voir dans les faisceaux latéraux les seuls constituants du triceps, un triceps considérablement développé et dont les éléments seraient dissociés. Les deux muscles les plus dorsaux (1 et 2) représenteraient l'ilio-tibial, le troisième (3) le fémoro-tibial et le quatrième (4) l'ambiens. Cette interprétation se fonde sur l'existence d'une relation ilio-tibiale par un système tendino-aponévrotique. Les muscles ilio-fémoral et ilio-fibulaire auraient disparu puisqu'il n'existe aucune relation tendineuse avec le péroné.

Cependant, bien que le processus qui reçoit le tendon ilio-tibial soit supporté par le tibia, les extrémités proximales des os tibia et péroné sont soudées, ce qui enlève au « site tibial » son importance. A ce titre, les deux éléments dorsaux pourraient tout aussi bien représenter un muscle ilio-fibulaire et le suivant un ilio-fémoral tandis que le triceps serait réduit aux deux dernières unités (4 et 4′).

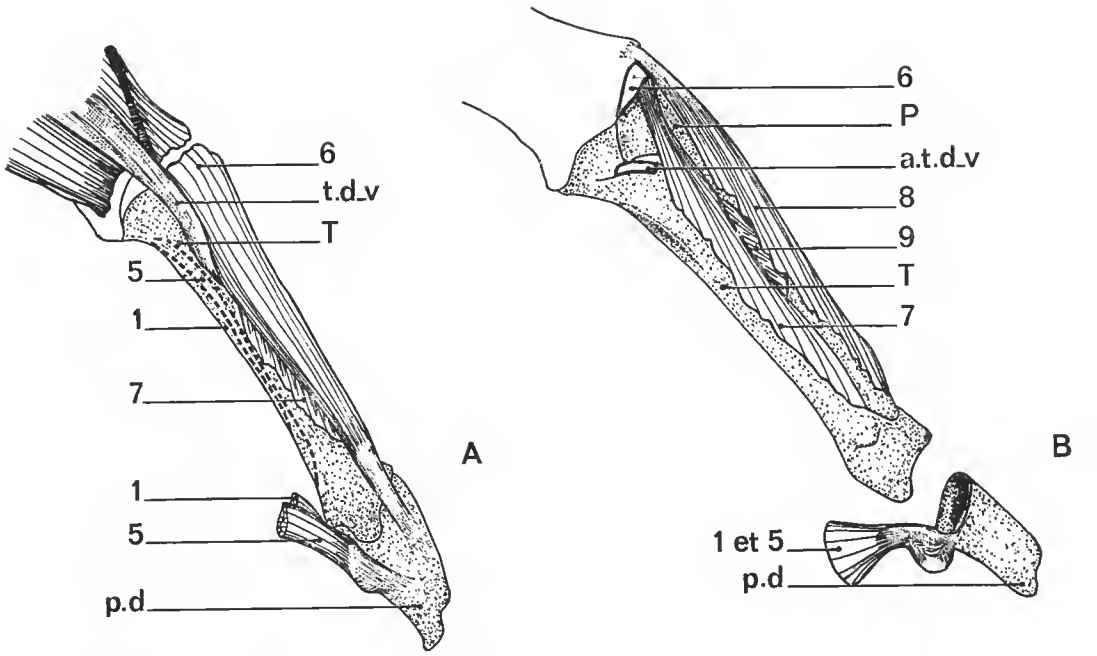


Fig. 10. — Face médiale de la jambe droite : A, plan superficiel ; B, plan profond. Les attaches musculaires sont indiquées en tirets.
P., péroné ; p.d., pièce conique distale ; T., tibia ; 1 à 9, unités musculaires.

Les deux muscles ventraux situés de part et d'autre des éléments du pubo-ischio-fémoral interne (7 et 8) constituent probablement des fléchisseurs du tibia.

Sur la face latérale de la jambe (fig. 9) un premier élément (1) enveloppe complètement le tibia, côtoyant la terminaison du triceps. Il s'attache sur la partie distale fusionnée des tibia et péroné (bord ventral) et sur le tendon d'un élément plus médial (5). Deux autres unités (2 et 3) se détachent du fémur par un tendon commun. Elles se séparent à la moitié de leur trajet et se terminent également sur la partie distale fusionnée des tibia et péroné (bord dorsal). L'élément 2 couvre une grande partie du péroné et de l'extrémité distale du tibia. L'élément 3 adhère au muscle 4. Ce dernier est issu, par un tendon, du bord dorsal et de l'extrémité distale du fémur et, par des fibres charnues, de tout le bord dorsal du péroné. Distalement il n'atteint pas l'extrémité fusionnée des tibia et péroné.

Sur la face médiale (fig. 10) on reconnaît cinq éléments. Un premier (1) provient de la face médiale du tibia à côté du muscle 1 et se termine (côté péroné) sur la pièce la plus distale du membre par l'intermédiaire d'un robuste tendon (sur lequel converge aussi une partie des fibres de 1). De l'extrémité proximale du péroné se détachent les fibres d'un second élément (6) qui se fixe aussi (côté tibia) par un tendon sur la pièce la plus distale du membre. Ces deux unités en recouvrent deux autres, l'une issues de l'extrémité proximale du péroné, l'autre de l'extrémité distale du fémur. La première s'attache sur toute la longueur du

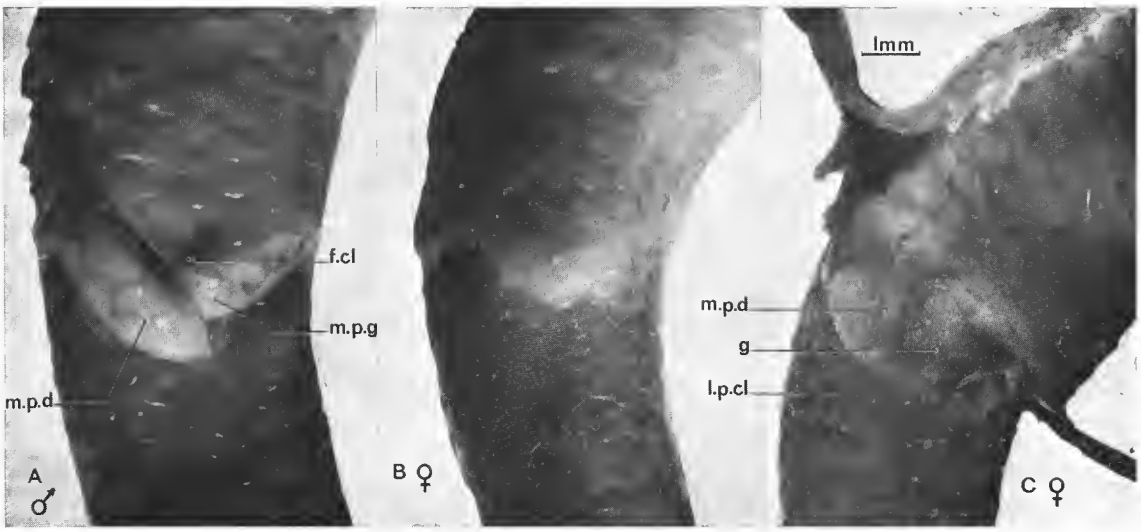


Fig. 11. — Situation du membre pelvien dans les deux sexes : A, la région pelvi-cloacale chez le mâle avec les membres postérieurs visibles extérieurement et recouvrant la fente cloacale ; B, et C, la région pelvi-cloacale chez la femelle (B, vue externe ; C, le tégument soulevé au niveau de la lèvre antérieure du cloaque montrant le membre pelvien plus réduit, situé de part et d'autre de la commissure cloacale). f.cl., fente cloacale ; g, glande précloacale ; l.p.cl., lèvre postérieure du cloaque ; m.p.d., membre postérieur droit ; m.p.g., membre postérieur gauche.

tibia, la seconde sur toute celle du péroné. Enfin un muscle interosseux unit tibia et péroné dans la courte portion où ils sont séparés.

L'interprétation de ces muscles est particulièrement délicate en raison des fusions qui affectent distalement le membre postérieur.

III. Modifications en relation avec le dimorphisme sexuel

Chez la femelle, le membre postérieur n'apparaît pas extérieurement de chaque côté du cloaque (fig. 11). Sous la peau on constate que la ceinture est presque totalement recouverte par la musculature vertébrale. Le membre postérieur se situe au niveau de la fente cloacale, entre la limite ventrale de cette musculature et la glande précloacale (fig. 12). Un faisceau de l'oblique externe recouvre le bord ventral du membre et se fixe sur son extrémité distale avec le transverse de l'abdomen tandis que le droit abdominal se termine sur l'origine fibreuse du muscle transverse ventral de la ceinture, sous l'oblique du cloaque. La ceinture, sensiblement identique à celle du mâle, est peut-être davantage incurvée. La perforation qui apparaît dans la partie ventrale antérieure n'existe pas et le nerf obturateur utilise une gouttière entre les angles antérieur et postéro-latéral. Le membre pelvien est plus modifié et la réduction disto-proximale plus importante que chez le mâle. L'extrémité distale du fémur est solidaire d'une pièce conique représentant la soudure du tibia et du péroné ; son extrémité proximale ne présente aucun trochanter.

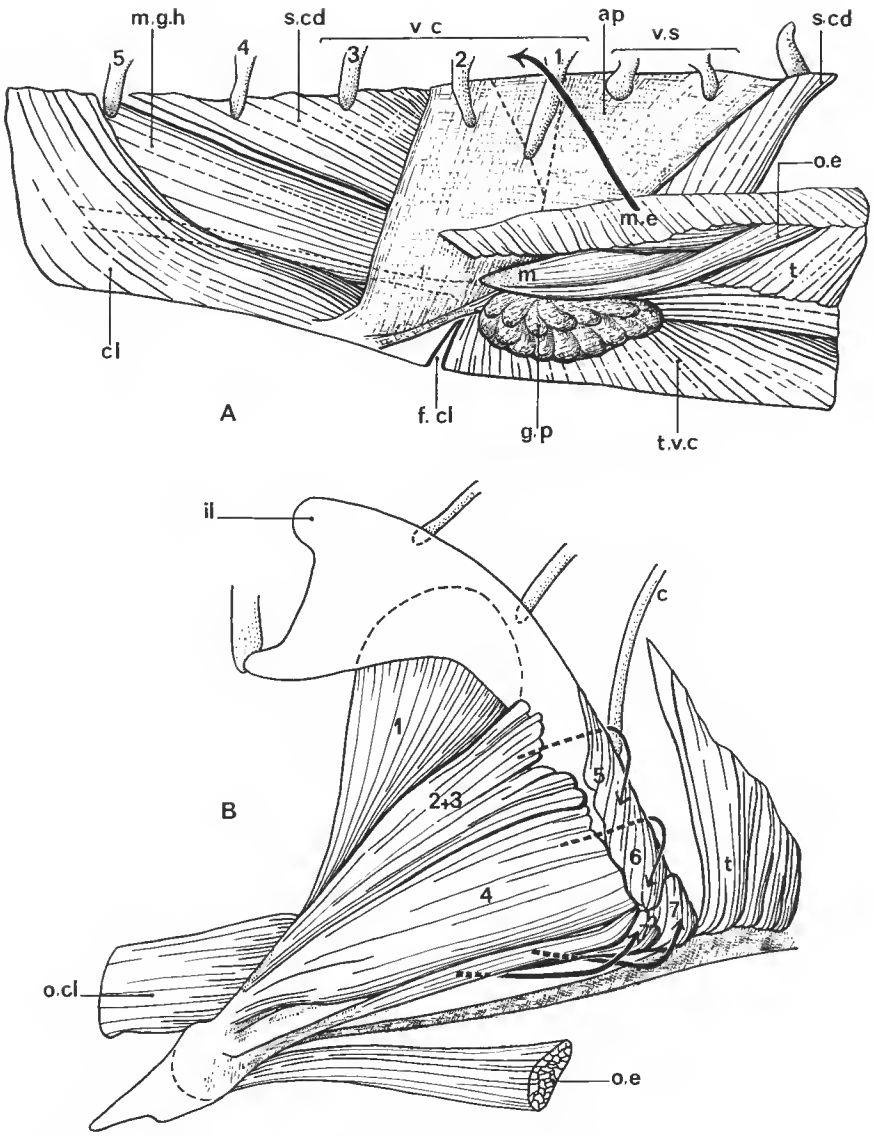


Fig. 12. — Région cloacale et membre chez la femelle : A, région cloacale ; B, musculature du membre (face latérale).

ap., aponévrose superficielle remplaçant un muscle présent chez le mâle en avant de la cloison musculaire (cl.) recouvrant l'hémipénis ; c., côte ; f., fente cloacale ; g.p., glande précloacale ; il., ilion ; m., membre pelvien droit ; m.e., musculature épisomatique de la charnière tronco-sacrée ; m.g.h., muscle de la gaine de l'hémipénis ; o.cl., m. oblique du cloaque ; o.e., m. oblique externe ; s.cd., m. sacro-caudal ; t., m. transverse ; V.C., premières vertèbres caudales (apophyses transverses 1, 2, 3, 4 et 5) ; V.S., les deux vertèbres sacrées ; 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 7′, muscles de la ceinture et de la cuisse (cf. ♂).

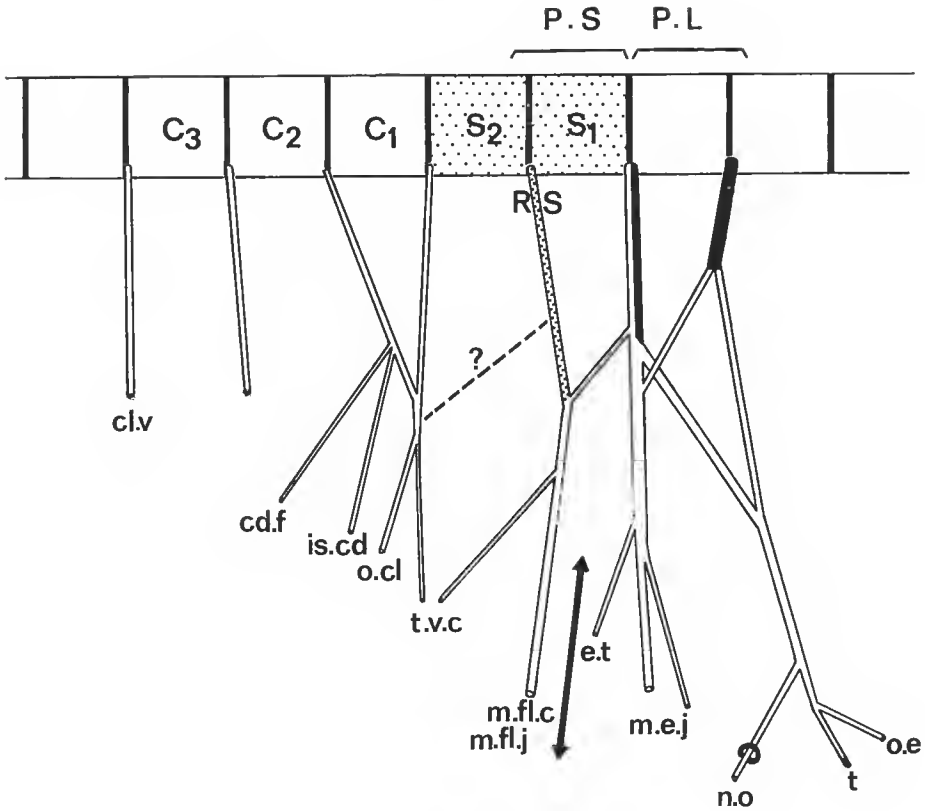


Fig. 13. — Plexus lombo-sacré.

C_1, C_2, C_3..., les premières vertèbres caudales ; cd.f., nerf destiné au m. caudo-fémoral ; cl.v., nerf se rendant à la cloison musculaire recouvrant l'hémipénis ; e.t., tronc innervant les m. 4 et 4′ du triceps ; is.cd., nerf pour le m. ischio-caudal ; m.e.j., rameau pour les éléments de la face latérale de la jambe ; m.fl.c. et m.fl.j., tronc prenant en charge les éléments de la face médiale de la cuisse et de la jambe ; o.cl., n. oblique du cloaque ; o.e., n. oblique externe ; P.L., partie lombaire du plexus ; P.S., partie sacrée du plexus ; R.S., racine sacrée ; S_1 et S_2, les deux vertèbres sacrées ; t.v.c., n. transverse ventral de la ceinture.

Chez la femelle les mêmes muscles constituent la charnière sacro-caudale ; l'ischio-caudal conserve des relations identiques avec le fémur et le tendon du caudo-fémoral gagne la face médiale de son extrémité proximale.

Dans la région cloacale, les muscles qui forment une cloison superficielle cachant les hémipénis sont retrouvés, mais rejetés plus en arrière ; cependant, le plus antérieur est en partie remplacé par une solide aponévrose. Enfin les prolongements fibreux de la gaine des hémipénis reçoivent les mêmes éléments musculaires que chez le mâle (fig. 12).

Le système tendino-aponévrotique qui sert de support à la musculature de la ceinture et du fémur est considérablement plus réduit que chez le mâle. Le muscle le plus dorsal, en éventail, qui naît de la face médiale de la lame iliaque, se termine par un tendon fixé médialement sur l'extrémité distale du fémur et, par une autre bride, sur l'origine antérieure

fibreuse du muscle oblique du cloaque. Deux autres unités proviennent aussi de la face médiale de l'ilion et d'une partie de son bord postérieur. Elles gagnent le tendon de l'élément précédent comme chez le mâle ; nous retrouvons latéralement la nappe musculaire postacétabulaire qui se fixe distalement sur l'extrémité distale du fémur, et médialement les mêmes unités. Cependant celle qui unit le processus postéro-latéral à l'extrémité distale du fémur (au niveau de sa liaison avec le tibia) apparaît davantage sur le bord ventral du membre.

Par ailleurs le muscle pubo-ischio-fémoral est identique à celui du mâle bien qu'aucun trochanter ne soit apparent.

IV. Innervation
(Fig. 13)

Le plexus lombo-sacré résulte comme chez tous les Squamates de l'union de deux plexus : le plexus sacré, organisé autour d'une racine émergeant entre les deux vertèbres sacrées (racine sacrée), précédé par le plexus lombaire fourni par des nerfs du tronc. Chez les formes quadrupèdes typiques, chacun de ces deux plexus donne indifféremment des nerfs pour les divisions ventrale et dorsale des muscles du bassin et du membre.

Chez *Dibamus* le plexus est réduit, et d'ailleurs la distinction entre parties lombaire et sacrée manque de netteté. Il semble que la racine charnière entre ces deux parties précède immédiatement la racine sacrée (Renous, 1977). Les nerfs spinaux très grêles qui émergent de l'axe vertébral, en arrière de cette dernière racine, appartiennent probablement aussi au plexus ; la liaison nerveuse n'a pas été vue d'une façon évidente sur les spécimens disséqués.

L'organisation générale du plexus rappelle celle que l'on trouve chez les formes à membres bien développés. Un nerf obturateur est fourni par la partie lombaire et emprunte un foramen osseux chez certains mâles, dans la partie antérieure et ventrale de la ceinture pelvienne. De ce fait, cette dernière pourrait représenter le reste d'un processus pectiné et le processus postéro-médial, qui reçoit d'ailleurs un faisceau de l'oblique externe, pourrait représenter la base d'un pubis (avec le processus antérieur). Le processus postéro-latéral pourrait alors correspondre à celle de l'ischion. Mais l'attache du tendon du m. ischio-caudal ne permet pas de s'en assurer.

Chez la femelle le nerf obturateur n'emprunte jamais de foramen.

Dans les deux sexes, il n'y a pas constitution d'un véritable tronc sciatique puisque les nerfs pour les loges ventrale et dorsale de la jambe sont parfaitement distincts, même chez le mâle qui possède encore une pièce plus distale que les tibia et péroné.

V. Discussion

Dibamus constitue un de ces exemples où se posent les problèmes cruciaux d'une classification voulant refléter la phylogenèse. Devant l'ensemble des caractères anatomiques connus à ce jour, nous pouvons nous demander quels sont ceux qui possèdent une signification phylogénétique et ceux qui ont une signification adaptative. En réalité, comme

nous en avons discuté ailleurs (Gasc, 1974 : 16 à 23), ce serait mal poser le problème, en raison du rôle essentiel que l'adaptation a joué dans les processus évolutifs. Rappelons la formule un peu provocatrice de G. C. Williams, dans sa critique pertinente du concept d'adaptation (1966) : « Evolution, with whatever general trends if may have entailed, was a by-product of the maintenance of adaptation ». En l'absence à peu près complète de documents paléontologiques sur les différents Squamates serpentiformes, il ne nous reste que la solution classique de la morphologie comparative : tenir compte de tous les caractères accessibles et les confronter au sein de larges séries avec d'autres données, ce que nous tentons actuellement, en particulier pour l'organisation de la région pelvi-cloacale des Squamates. Le but est de proposer une suite d'états de transformation, puis de distinguer ce qui peut être attribué à une relation réelle au sein d'une lignée, du résultat des convergences ou des parallélismes.

1. Caractères des Dibamidés retrouvés chez les Sauriens

Morphologie externe

Le tégument est en apparence de type scincoïde (écailles cycloïdo-hexagonales), mais sans ostéodermes. La queue représente 12 à 17 % de la longueur totale, proportion très proche de celle des Scincidés les plus apodes. Les pores pré-anaux sont absents (Scincidés).

Morphologie interne

Crâne : présence de deux prémaxillaires (Scincidés) ; absence d'os lacrymal (Gekkotiens, mais peut-être le résultat d'une fusion, en rapport avec la consolidation du crâne chez les formes souterraines, ex : *Feylinia*...) ; perforation du stapes (Gekkotiens) ; grande extension du splénial (fusion avec l'angulaire) entraînant la fermeture quasi complète de la fosse de Meckel (Gekkotiens).

Axe vertébral : une vertèbre lombaire ; 2 processus tuberculiformes (Scincoïdes apodes) ; hémapophyses en os chevrons (mais barre transverse) ; autotomie caudale fonctionnelle ; 2 vertèbres sacrées ; présence d'un parasternum (Scincoïdes et certains Gekkotiens).

Ceintures : une ceinture scapulaire présente, en rapport avec l'axe vertébral ; une ceinture pelvienne articulée à l'axe vertébral avec extension caudale de l'ilion (Pygopodidés).

Musculature : relation entre ceinture scapulaire et crâne par, dorsalement, le système du trapèze et, ventralement, les sous-hyoïdiens ; organisation de l'ilio-costal en faisceaux courts ; présence de tous les éléments musculaires (ou presque) des Sauriens au niveau de la ceinture pelvienne et de la cuisse (cependant changement d'orientation résultant d'une rotation interne du membre postérieur).

Viscères : point d'émergence des troncs carotidiens ; situation relative et extension des poumons et des reins ; glandes « précloacales » (Pygopodidés).

2. Caractères des Dibamidés retrouvés chez les Amphisbéniens et les Serpents

Crâne : absence d'épiptérygoïde (Amphisbéniens-Ophidiens) ; stapes articulé au carré (Ophidiens).

Axe vertébral : absence d'hypocentre atlantaire (Uropeltidés) ; 1re côte sur l'axis (certains Serpents) ; processus prézygapophysaire (Serpents) lié à l'existence d'un *m. levator costae* ; absence de zygosphène (Amphisbéniens).

Ceintures : couverture de l'ilion par les dernières côtes libres (Ophidiens).

Membres : dimorphisme sexuel (Ophidiens) ; rotation interne (Ophidiens).

Musculature : présence dans la région cloacale d'éléments verticaux (Serpents).

Encéphale : au niveau du toit optique (Senn, Northcutt, 1973) paratorus et interdigitation des couches (Serpents... mais aussi *Feylinia* et *Anelytropsis*).

Les caractères présentés par *Dibamus* se rencontrent donc à deux niveaux taxinomiques différents : au niveau familial pour les caractères sauriens ; au niveau sous-ordinal pour les autres caractères.

De ce fait *Dibamus* présente une mosaïque complexe qui oblige à situer ce groupe en dehors des sous-ordres. Phylogénétiquement, on serait alors obligé de supposer (Senn et Northcutt, 1973) que *Anelytropsis*, *Dibamus* et les Feyliniidés représentent des branches latérales de Sauriens ayant évolué parallèlement aux Serpents souterrains ; ou que *Dibamus* et les Serpents ont un ancêtre commun, les autres ayant subi, au sein des Sauriens, une évolution parallèle.

Toutefois aucune de ces hypothèses ne prend en compte les Amphisbéniens. Dans l'état actuel de nos connaissances, il serait plus vraisemblable d'envisager dans l'ensemble des Squamates non pas deux tendances divergentes (Sauriens d'une part, Ophidiens de l'autre), mais une gamme de possibilités évolutives, manifestée par des organisations morphologiques variées. L'illustration en est donnée par l'aspect « mosaïque » de *Dibamus*. C'est le cas aussi d'autres formes : par exemple les Leptotyphlopidés, que l'on a parfois proposé de placer dans les Sauriens, et les Amphisbéniens placés parmi les Serpents jusqu'à Cope, parmi les Lacertiliens (infra-ordre Cope), puis parmi les Sauriens scincomorphes (Camp), enfin en sous-ordre ou en ordre distinct (Gray, 1844 ; Zangerl, 1945 ; Vanzolini, 1951).

3. Caractères des Dibamidés pouvant être reliés à l'organisation serpentiforme

L'analyse de ces caractères soulève un problème complexe centré sur la reconnaissance de ceux d'entre eux qui sont communs aux Squamates serpentiformes ; ils se réduisent toujours à deux, essentiels et complémentaires : l'allongement du tronc qui acquiert un rôle locomoteur prédominant et la réduction du rôle locomoteur des membres.

Mais ces caractères se rencontrent corrélativement dans des organisations variées laissant à penser que la tendance a pu se manifester soit dans des lignées différentes, soit à divers moments de l'histoire d'une même lignée.

De toutes façons, dans chacune de ces lignées, la série des états des caractères nous échappe !

Dans le cas de *Dibamus* :

— le nombre de vertèbres présacrées se situe autour de 115 alors que le nombre originel est 24 pour l'ensemble des Lépidosauriens ;

— la réduction appendiculaire est très marquée (sens disto-proximal et ventro-dorsal) puisque le membre antérieur a disparu et que la ceinture pelvienne est simplifiée ;

— la morphologie vertébro-costale est caractérisée par un processus prézygapophysaire, des processus costaux et un *m. levator costae* ;

— la conduction des sons se fait par l'intermédiaire du tégument et serait liée soit au mode de locomotion (contact avec le sol) soit à un mode de vie secondairement souterrain (théorie de Walls).

Dibamus est donc très engagé dans la voie serpentiforme puisqu'il atteint un stade avancé par rapport aux formes extrêmes des séries morphologiques marquées par cette tendance. Parmi les Sauriens, seul *Typhlosaurus vermis* atteint un stade aussi avancé. Rappelons que l'évolution globale de l'organisme n'est pas linéaire (cf. plus haut), *Dibamus* atteignant le « stade serpent » pour certains des caractères seulement.

L'état d'organisation du membre postérieur, comme chez certains serpents, ne correspond pas aux stades atteints dans les autres séries des états des caractères. En cela *Dibamus* s'oppose au cas de *Typhlosaurus*, parmi les Sauriens, et aux Amphisbéniens.

Si on le compare aux Sauriens, non sur les autres séries des états de caractères, mais sur le degré identique de réduction du membre (ex. Pygopodidés), on remarque une réduction ventrale de la ceinture plus marquée chez *Dibamus* alors que, pourtant, cette tendance est déjà sensible chez les Pygopodidés (Kluge, 1974, 1976). La réduction de la ceinture et celle du membre ne suivent donc pas le même taux évolutif selon les lignées. Le membre subsisterait à la faveur d'une substitution de fonction, chez *Dibamus* et les Boïdés, puisqu'il montre un dimorphisme sexuel et, chez le Boa par exemple, joue un rôle actif lors de l'accouplement. Ceci est moins net chez les Pygopodidés, puisque seul celui de *Pygopus* montre un dimorphisme sexuel (Kluge, 1974). Mais il se distingue aussi de celui des Serpents par le maintien d'une relation ilio-sacrée et par la réduction du pubis.

Ces différences tiennent probablement au fait que cette substitution de fonction ne s'est pas manifestée au même stade de la réduction appendiculaire, et qu'on ignore l'importance sélective des facteurs comportementaux en relation avec la reproduction.

4. Caractères pouvant être reliés au mode de vie souterrain

Ces caractères traduisent une forte convergence chez tous les Squamates serpentiformes ayant un mode de vie souterrain. Ce dernier suppose : un contact de tout le corps avec le substrat à l'intérieur de tunnels creusés par l'animal (modification de la forme générale du corps et de ses proportions ; le corps tend à devenir cylindrique), d'une grande résistance à la progression qui se concentre au niveau du museau (modification des os du crâne, apparition d'un rostre) et de transformations des organes sensoriels (réduction de l'œil et de l'oreille moyenne ; développement d'autres structures sensorielles, par exemple des tubercules dermiques dans la région du rostre).

Tous ces caractères sont présents chez *Dibamus*.

Plusieurs hypothèses restent donc en présence, et seules des données supplémentaires permettraient de choisir la plus probable. Toutefois, il nous semble que *Dibamus*, bien que représentant un rameau distinct du reste des Sauriens, ne peut être inclus dans les Serpents. On retrouve sur ce point les hésitations des auteurs quant à la position systématique des Amphishéniens ou d'*Anelytropsis*. Il se peut, en outre, que les progrès récents dans la connaissance des Squamates conduisent à reconsidérer les divisions systématiques majeures reconnues jusqu'alors (polyphylétisme des Sauriens, par l'exemple des Varanoïdes). Il faut reconnaître d'ailleurs que les formes à membres réduits ont au fur et à mesure de leur découverte et de leur étude, remis en question la réalité de ces divisions, en raison des particularités qu'elles montrent : effacement de caractères servant de critères systématiques, apparition de nouveaux caractères.

Toutes ces formes « en marge », de position systématique délicate, indiquent l'existence chez les Squamates d'une grande variété morphologique c'est-à-dire d'une grande richesse évolutive.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Auffenberg, W., 1962. — A review of the trunk musculature of the limbless land vertebrates. *Am. Zool.*, **2** : 183-190.

Bellairs, A. d'A., 1950*a*. — Observations of the cranial anatomy of *Anniella* and a comparison with that of other burrowing lizards. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **119** : 887-904.

— 1950*b*. — The limbs of snakes. *Br. J. Herpet.*, **4** : 73-83.

Bellairs, A. d'A., et G. Underwood, 1951. — The origin of Snakes. *Biol. Rev.*, **26** : 193-237.

Born, G., 1883. — Eine free hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von *Anguis fragilis* L. *Zool. Anz.*, **6** : 537-539.

Boulenger, G. A., 1885. — Catalogue of the lizards in the British Museum. London : I, 436 p. ; II, 497 p. ; III, 575 p.

Camp, Ch. L., 1923. — Classification of the lizards. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **48** : 289-481.

Cope, E. D., 1892. — On degenerative types of scapular and pelvic arches in the Lacertilia. *J. Morph.*, **7** (2) : 223-224.

Duërden, J. E., 1903. — Methods of Evolution ; *S. Afr. Ass. Adv. Sci.* (Cité par Essex, 1927).

Essex, R., 1927. — Studies in Reptilian degeneration. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **2** : 879-945.

Fürbringer, M., 1870. — Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den Schlangenähnlichen Saurien. W. Engelmann, Berlin-Leipzig, 136 p.

Gans, C., 1960. — Studies on Amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia) I — A taxonomic revision of the Trogonophinae and a functional interpretation of the Amphisbaenid adaptive pattern. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **119** (3) : 129-204.

— 1962. — Terrestrial locomotion without limbs. *Am. Zool.*, **2** (2) : 167-182.

— 1969. — Amphisbaenians — Reptiles specialized for a burrowing existence. *Endeavour*, **28** (105) : 146-151.

— 1974. — Biomechanics — an approch to vertebrate biology. Ed. J. B. Lippincott company, Philadelphie, Toronto, 261 p.

— 1975. — Tetrapod limblessness ; evolution and functional corollaries. *Am. Zool.*, **15** : 455-467.

Gans, C., et E. G. Wever, 1972. — The ear and hearing in Amphisbaenia (Reptilia). *J. Exp. Zool.*, **179** (1) : 17-34.

Gasc, J. P., 1965 et 1966. — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. I. *Anguis fragilis* (Anguidae, Lacertilia) et *Python sebae* (Boidae, Ophidia). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e série, **37** (6) : 916-925 et **38** (2) : 99-110.

— 1967*a*. — Retentissement de l'adaptation à la locomotion apode sur le squelette des Squamates. Colloque intern. « Évolution des Vertébrés », 1966, CNRS : 360-380.

— 1967*b*. — Un cas particulier de l'adaptation à la vie souterraine, le lézard serpentiforme *Dibamus*, Duméril et Bibron. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **265** : 41-43.

— 1967*c*. — Introduction à l'étude de la musculature axiale des Squamates serpentiformes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, série A, **48** (2) : 69-124.

— 1968. — Contribution à l'Ostéologie et à la Myologie de *Dibamus novaeguineae* Gray (Sauria, Reptilia). Discussion systématique. *Annls Sci. nat.*, Zoologie, **10** (2) : 127-150.

— 1970. — Réflexions sur le concept de « Régression » des organes. *Revue Quest. scient.*, Louvain, **144** (2) : 175-195.

— 1974. — L'interprétation fonctionnelle de l'appareil musculo-squelettique de l'axe vertébral chez les Serpents (Reptilia). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, série A, Zool., **83** : 1-182.

— 1976. — Corrélations anatomiques dans le squelette et la musculature des Reptiles serpentiformes. Colloque intern. « Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés », CNRS éd. : 353-364.

Gasc, J. P., et S. Renous, 1974. — Les rapports anatomiques du membre pelvien vestigial chez les Squamates serpentiformes. II. *Scelotes brevipes* et *Scelotes inornatus* (Scincidae, Sauria). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3e série, nº 264, Zool. 186 : 1701-1712.

Gasc, J. P., et S. Renous, 1976. — Les caractères morphologiques des formes apodes chez les Reptiles et leur évolution. *Bull. Soc. zool. Fr.* Suppl. nº **101** (1) : 47-60.

Hoffstetter, R., 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire de la systématique des Squamates. *In* : Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). CNRS éd. : 243-279.

— 1964. — Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandehourie. *Senckenberg. biol.*, **45** (3/5) : 281-324.

Hoffstetter, R., et J. P. Gasc, 1969. — Vertebrae and ribs *in* : Gans, Williams, Parsons, Biology of the Reptilia. Acad. Press, London, New York, I, A : 201-310.

Kluge, A. G., 1974. — A taxonomic revision of the lizard Family Pygopodidae. *Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Mich.*, **147** : 1-221.

— 1976. — Phylogenetic relationships in the Lizard Family Pygopodidae : an Evaluation of Theory, Methods and Data. *Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Mich.*, **152** : 1-72.

Krieg, M., 1919. — Beitrage zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Anguis fragilis*, *Chalcides tridactylus* und *Lacerta serpa*. *Arch. Entwickl.*, **45** : 571.

Kriegler, W., 1961. — Zur Myologie der Beekens und der Hinterextremität der Reptilia. *Morph. Jb.*, **101** (4) : 541-625.

Mayr, E., 1974. — Populations, espèces et évolution. Hermann éd., Paris, 496 p.

Mlynarski, M., et Z. Madej, 1961. — The rudimentary limbs in Anilidae (Serpentes). *Br. J. Herpet.*, **3** (I) : 6 p.

Mosauer, W., 1935. — The myology of the trunk region of snakes and its significance for ophidian taxonomy and phylogeny. *Univ. Calif., Los Angeles, Rub. Biol. Sc.*, **1** : 81-120.

Presch, W., 1975. — The evolution of limb reduction in the Teiid lizard genus *Bachia*. *Bull. South. California, Acad. Sc.*, **74** (3) : 113-121.

Raynaud, A., 1962*a*. — Les ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 3449-3451.

— 1962*b*. — Étude histologique de la structure des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) au cours de leur développement et de leur régression. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 4505-4507.

— 1963. — La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88** : 299-324.

— 1968. — Le développement de la région cloacale et des ébauches phalliques chez l'embryon de Couleuvre tesselée (*Tropidonotus tessellata* Laur.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **266** : 1593-1595.

— 1969. — On the factors involved in the arrest of development of the limb buds in the Lizard, *Anguis fragilis. Indian J. Zool.*, **70** : 47-53.

— 1972. — Morphogenèse des membres rudimentaires chez les Reptiles : un problème d'embryologie et d'évolution. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **97** : 469-485.

— 1974. — Données embryologiques sur la rudimentation des membres chez les Reptiles. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **110** : 26-40.

— 1976. — Les différentes modalités de la rudimentation des membres chez les embryons de reptiles serpentiformes. Colloque intern. « Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés ». CNRS éd., n° 266 : 201-219.

Raynaud, A., J. P. Gasc, S. Renous, et C. Pieau, 1973. — Contribution embryologique et anatomique, à la recherche d'homologies dans la région pelvi-cloacale chez un lézard à membres bien développés (*Lacerta viridis* Laur.) et chez un lézard serpentiforme (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **277** : 1155-1158.

Raynaud, A., J. P. Gasc, S. Renous et C. Pieau, 1975. — Étude comparative, embryologique et anatomique de la région pelvi-cloacale et de sa musculature chez le lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) et de l'Orvet (*Anguis fragilis*). *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, série A, Zool., **95** : 1-62.

Renous, S., 1967. — Myologie et innervation du membre antérieur des Lacertiliens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, Série A, Zool., **48** (3) : 127-215.

— 1974*a*. — La musculature du membre antérieur de *Bipes canaliculatus* (Amphisbénidés). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3e série, n° 248, Zool. 172 : 1261-1282.

— 1974*b*. — Discussion sur la valeur phylogénique de divers caractères empruntés à la myologie du membre antérieur des Lacertiliens. *Morph. Jb.*, **120** (4) : 519-528.

— 1974*c*. — Place des Lépidosauriens actuels dans l'évolution des transformations constitutionnelles du plexus brachial des Tétrapodes. *Morph. Jb.*, **120** (6) : 777-790.

— 1975. — Contribution à l'étude de la réduction des membres pelviens chez les Squamates *Bull. Soc. zool. Fr.*, **100** (4). Résumé p. 646.

— 1976. — Retentissement de la rudimentation des membres sur leur innervation chez les Reptiles Squamates. Colloque Intern. « Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés ». CNRS éd., n° 266 : 365-379.

— 1977*a*. — Retentissement de la rudimentation du membre pelvien sur le complexe caudo-fémoral des Squamates. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3e série, n° 458, Zool. 321 : 661-672.

— 1977*b*. — Le problème de la rudimentation des membres chez les Squamates : Étude du membre pelvien. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **111** (1) : 75-89.

— 1977*c*. — Retentissement de la rudimentation du membre postérieur sur son innervation chez les Reptiles Squamates. *Morph. Jb.*, **123** (6) : 881-901.

Renous, S., A. Raynaud, J. P. Gasc, et C. Pieau, 1976. — Caractères rudimentaires anatomiques et embryologiques de la ceinture pelvienne et des appendices postérieurs du Python réticulé (*Python reticulatus* Schneider, 1801). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, n° 379, Zool. 267 : 547-584.

Ribbing, L., 1938. — Muskeln und Nerven der Extremitäten *in* : Bolk, Hab. d. Vgl. Anatomie der Wirbeltiere. Berlin und Wien, 5 : 605-656.

Robinson, P. L., 1967. — The evolution of the Lacertilia. *In* : Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). CNRS éd. : 395-407.

Romer, A. S., 1956. — Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press.

Senn, D. G., et G. Northcutt, 1973. — The forebrain and midbrain of some Squamates and their bearing on the origin of Snakes. *J. Morph.*, **140** (2) : 135-152.

Severtsov, A. N., 1931. — Studen über die Reduction der Organe der Wirbeltiere. *Zool. Jb.* Abteilungen Anatomie, **53** : 611-699.

Smalian, C., 1885. — Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. *Z. wiss. Zool.*, **42** : 125-202.

Stokely, P. S., 1947. — Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of lizards. *Am. Midl. Nat.*, **38** : 725-754.

Sukhanov, V. B., 1961. — Some problems of phylogeny and system of Lacertilia seu Sauria. *Zool. J. Akad. Nauk. SSR*, **40** : 73-83.

Underwood, G., 1957. — On lizards of the family Pygopodidae. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morph.*, **100** (2) : 207-268.

— 1967. — A contribution to the classification of Snakes. British Museum : 179 p.

Vanzolini, P. E., 1951. — A systematic arrangement of the family Amphisbaenidae (Sauria). *Herpetologica*, **7** (3) : 113-123.

Walls, G., 1940. — Ophtalmological implications for the early history of Snakes. *Copeia* : 1-8.

Williams, G. C., 1966. — Adaptation and Natural Selection. A critique of some Current Evolutionary Thought. Princeton University Press, New Jersey, 307 p.

Zangerl, R., 1945. — Contributions to the osteology of the post-cranial skeleton of the Amphisbaenidae. *Am. Midl. Nat.*, **33** : 764-780.

Manuscrit déposé le 13 juin 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section A, n° 3 : 685-693.

Description de deux nouvelles espèces de *Brookesia* (Reptilia, Squamata, Chamaeleonidae) : *B. legendrei* et *B. bonsi*

par Guy A. Ramanantsoa *

Abstract. — *B. legendrei* sp. nov. is characterized by its highly developed nasal protuberances and hemipenis morphology. Absence of keel, lozenge-shaped badge and post-anal ornamentation, and the presence of latero-vertebral spines on the tail indicate a close relationship with *B. thieli* E.-R. Brygoo and Ch.-A. Domergue, 1969, and with *B. lambertoni* E.-R. Brygoo and Ch.-A. Domergue, 1970. While showing similarities with *B. decaryi* F. Angel, 1938, in the absense of a keel and the presence of a lozange-shaped badge, post-anal ornamentation and latero-vertebral spines on the tail, *B. bonsi* sp. nov. is nonetheless distinctive in its nasal and ocular ornamentation and scalation on the flanks.

Résumé. — *B. legendrei* sp. nov. se caractérise par des protubérances nasales très développées et la morphologie de l'hémipénis. L'absence de carène, d'écusson losangique, d'ornementation postanale et la présence d'épines latéro-vertébrales sur la queue le rapprochent de *B. thieli* E.-R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1969, et *B. lambertoni* E.-R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1970. Proche de *B. decaryi* F. Angel, 1938, par l'absence de carène, et par la présence d'écusson losangique, d'ornementation postanale et d'épines latéro-vertébrales sur la queue, *B. bonsi* sp. nov. s'en distingue par les ornementations nasales et oculaires et par l'écaillure des flancs.

Brookesia legendrei sp. nov.

Matériel étudié : cinq spécimens (tabl.I) récoltés à la limite côtière de la Réserve Naturelle n° 6 de Nossi-Be, entre 10 et 100 m d'altitude. Les animaux se trouvaient entre 50 et 80 cm de hauteur, sur des rameaux feuillus.

La végétation correspond à la formation ombrophile du Sambirano, c'est-à-dire rattachée aux formations humides de l'est avec les particularités dues à l'insularité et une saison sèche plus marquée, série à Chlaenacées — Myrtacées — *Anthostema* de H. Humbert et G. Cours Darne.

Description

Holotype : femelle, n° MNHN (Muséum national d'Histoire naturelle) 1978-1989.

La coloration générale de l'animal *in vivo*, est grisâtre, avec de larges taches blanchâtres sur les plaques postoculaires, les régions paravertébrale et sacrée. La face inférieure

* Avec la collaboration technique de Simon Roger (auteur des figures), A. Randriamihanta et R. Christophe (collecteurs). *Établissement d'Enseignement Supérieur des Sciences Agronomiques, B.P. 175, Antananarivo, Madagascar.*
Adresse actuelle : 06 BP 537, Abidjan 06, Côte d'Ivoire.

est aussi blanchâtre ; le ventre présente deux lignes noires parallèles, encore visibles après six mois de conservation en alcool.

L'aspect général de l'écaillure est hétérogène avec sur les flancs des groupes de grandes écailles surélevées.

Tête

En vue dorsale, la plus grande largeur de la tête se trouve au niveau des épines postéro-temporales. La partie postérieure du crâne se divise en trois régions : deux fosses sustemporales et une région médiane. Un véritable couvre-nuque déborde nettement sur le cou. Les fosses sustemporales, à peine déprimées, portent chacune sur le bord postérieur cinq épines osseuses situées entre la crête parasagittale et la crête latérale. La région médiane est échancrée ; on y note des granules dessinant une ellipse à grand axe antéro-postérieur. Les crêtes latérales, en partant des pointes de l'échancrure médiane, s'émoussent à proximité des crêtes supra-oculaires.

La région antérieure de la tête porte deux protubérances supranasales reliées par une arête déprimée qui présente un cône en son milieu.

En vue latérale, on note, d'arrière en avant :

— une épine dermique, au niveau du gonion, dans le prolongement du couvre-nuque ;

— une épine osseuse, à l'angle postéro-inférieur de l'orbite ;

— une corne supra-oculaire, peu développée, dont la projection en avant ne dépasse pas l'aplomb de la narine externe. La branche horizontale de cette corne s'abaisse en arrière pour rejoindre la crête parasagittale ; la branche antérieure est à peu près verticale. Ces branches sont denticulées ; la plus grande écaille est à la pointe de la corne supra-oculaire ;

— enfin une protubérance osseuse supranasale bien développée, enchâssée dans une couronne d'écailles, constitue l'élément caractéristique de la nouvelle espèce.

En vue ventrale, quelques écailles agrandies soulignent l'hétérogénéité du tégument du plancher buccal.

Corps

Le corps ne porte ni crête dorsale, ni carène. Les épines latéro-vertébrales, dont la série ne commence qu'après un espace libre de 5 mm derrière l'occiput, sont au nombre de dix paires. La 8e est la plus petite, la 10e la plus grande. Mais cette dernière ne constitue pas un écusson losangique. Chaque épine, en forme de dent de scie conique, enchâssée dans une couronne d'écailles, est reliée à la suivante par une arête denticulée. La plus grande dépasse sa gaine d'un peu plus d'un millimètre.

La région vertébrale porte des granules surélevés délimitant un relief médian avec des ramifications latérales allant vers la base des épines latéro-vertébrales. Jusqu'au niveau des 8e et 9e paires, les granules dessinent un triangle à pointe tournée vers l'arrière. Au niveau de la 10e, les granules dessinent deux lignes à peu près parallèles. Il n'y a pas d'ornementation particulière autour de l'ouverture du cloaque.

La *queue* présente sur ses rebords supérieurs des épines latéro-vertébrales plus petites que celles du corps (mais complètes). Leur taille décroît de la base vers l'apex de la queue.

Les *membres* portent sur les faces antérieures et postérieures des épines dermiques saillantes.

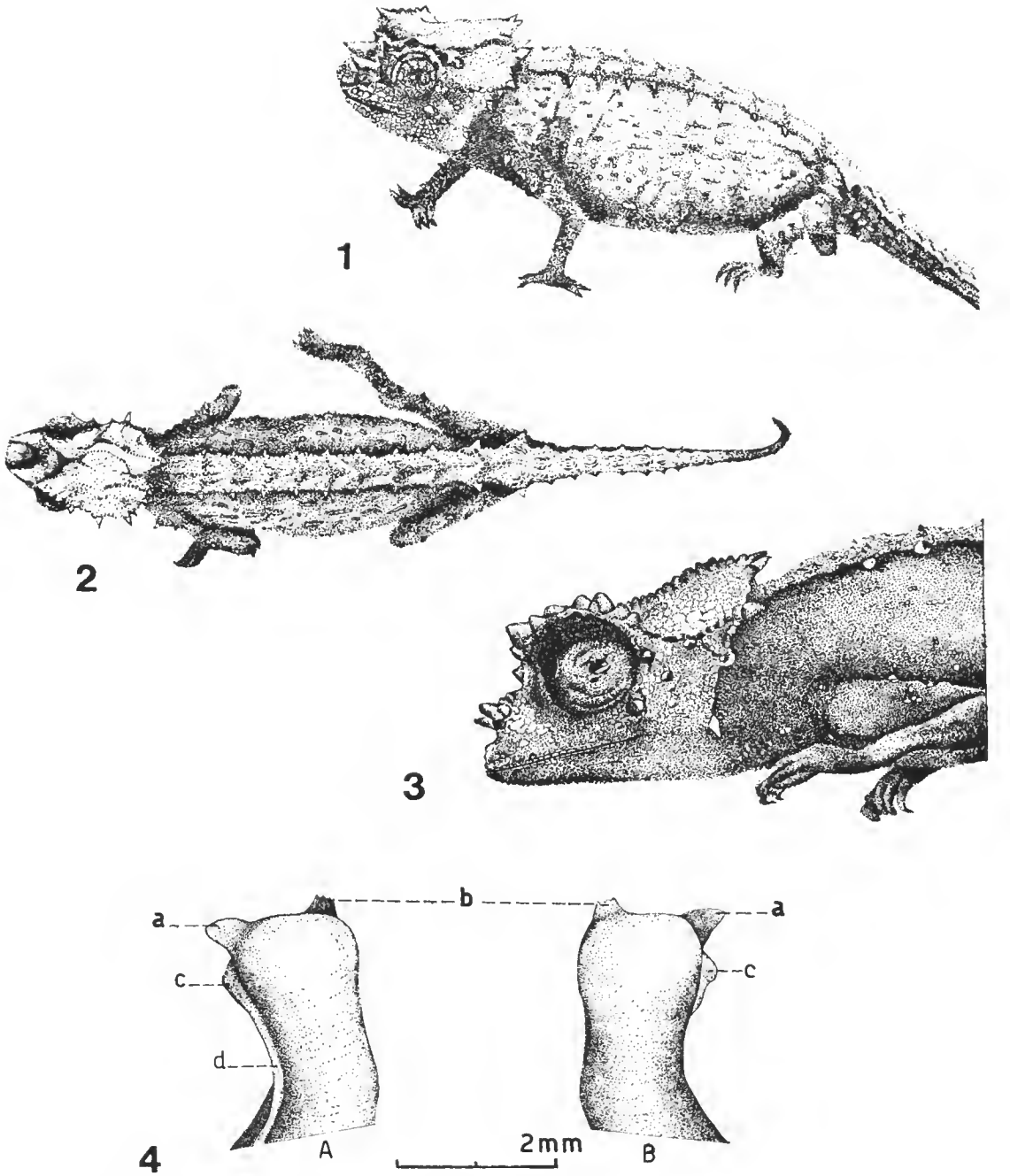


Fig. 1-4. — *B. legendrei* sp. nov. : 1, vue latérale gauche de l'holotype ; 2, vue dorsale de l'holotype ; 3, vue latérale gauche de la région antérieure du corps de l'holotype ; 4, hémipénis droit d'un mâle (nº 970 EESSA) : A, face sternale, B, face tergale, a, auricule sommitale externe, b, auricule sommitale interne, c, pseudo-auricule, d, lèvre.

Paratype : mâle, n° MNHN 1978-1990.

La morphologie externe du mâle n'a rien de particulier. La base de la queue est à peine plus renflée que chez les femelles.

Nous décrivons l'hémipénis gauche. Il mesure 3 mm de longueur pour un animal de 62 mm de longueur totale, soit une proportion de 1/20. L'aspect général dissymétrique rappelle celui des hémipénis de *Brookesia* déjà connus. L'ornementation apicale comprend une grande auricule sommitale interne, dressée, à la base de laquelle la lèvre correspondante s'étale en une pseudo-auricule triangulaire et une auricule sommitale externe au sommet garni de papilles.

Justification de la nouvelle espèce

En tenant compte de l'absence de carène dorsale, d'ornementation para-anale et d'écusson losangique, et de la présence d'épines latéro-vertébrales sur la queue, on ne peut que comparer la nouvelle espèce à *B. thieli* E.-R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1969, et *B. lam-*

Tableau I. — Principales dimensions (en mm) des spécimens de *Brookesia legendrei* sp. nov.

	N° MNHN 1978-1989 ♀ holotype (2.XI.1977)	N° MNHN 1978-1991 ♀ paratype (2.XI.1977)	N° MNHN 1978-1990 ♂ paratype (19.V.1977)	N° EESSA 971 ♀ paratype (19.V.1977)	N° EESSA 990 juv. paratype (21.V.1977)
Longueur totale	69	51	62	66	40
Longueur de la queue	28	21	27	26	14
Tête :					
longueur	12	9	12	13,5	9
hauteur	10	6,8	7	9	5
corne supra-oculaire	1	0,8	1	1	0,7
écartement des cornes	5,4	4,2	4,8	6	4
corne supra-nasale	2	1,9	1,2	1,8	1
écartement prot. nasales	3	2,5	3	4	2,3
Corps :					
longueur	59	41	50	54	32
hauteur	12	6,5	7	10	6
largeur	7	4	5	7	3
Membres :					
bras	8	6	7	9	5
avant-bras	7	5,5	6	8	3,5
cuisse	9	6	7	8	4
jambe	6	5	5	7	3

bertoni E.-R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1970. Les protubérances nasales de *B. legendrei* sont nettement plus développées que celles de ces deux espèces. *B. thieli* compte 11 paires d'épines latéro-vertébrales sur le corps, 6 cônes agrandis sous la gueule, une bande brune pigmentée sur la colonne vertébrale et un tégument moins hétérogène que celui de *B. legendrei*. *B. lambertoni* a les cornes supra-oculaires plus émoussées. Enfin, la nouvelle espèce a une formation dorsale pelvienne d'un aspect particulier à la place de la formation losangique observée chez *B. lambertoni*. Notons, en outre, qu'elle a une localisation géographique bien différente.

On ne connaît pas l'hémipénis de *B. lambertoni*. Celui de *B. thieli* diffère de celui de la nouvelle espèce par la forme de ses « crêtes » (auricules) et les diverses expansions rattachées aux lèvres (E.-R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1969).

Nous dédions la nouvelle espèce au Pr. R. Legendre, Université de Montpellier, pour sa large contribution à la formation de naturalistes de Madagascar. *B. legendrei* a pour *terra typica* la Réserve Naturelle n° 6 de Lokobe (Nossi-Be).

Brookesia bonsi sp. nov.

Matériel étudié : sept spécimens (tabl. II) récoltés au sol dans la Réserve Naturelle n° 8 du Tsingy de Namoroka, sous-préfecture (Fivondronana) de Soalala. La Réserve est située sur un plateau calcaire, à une altitude variant de 200 à 300 m. La végétation correspond à une formation tropophile à faciès karstique.

Description

Holotype : mâle, n° MNHN 1978-1992.

La coloration générale *in vivo*, est gris brunâtre avec des taches noires derrière et sous le couvre-nuque, sur la partie antérieure des cornes supra-oculaires et des fosses sus-temporales et entre les 3e et 4e, 6e et 7e, 9e et 10e paires d'épines latéro-vertébrales.

L'écaillure est hétérogène. Les flancs sont parsemés de grandes écailles, surélevées et isolées au lieu de se grouper comme chez *B. legendrei* sp. nov.

Tête

En vue dorsale, on note que la plus grande largeur se situe au niveau des épines postéro-temporales. La partie postérieure du crâne comprend trois régions : les deux fosses sus-temporales et la région médiane constituant en arrière un véritable couvre-nuque. Les fosses sustemporales peu déprimées portent au bord postérieur quatre grandes épines osseuses dont la plus grande d'entre elles est située à la limite de la crête latérale, la quatrième étant à la limite de la crête parasagittale. La zone médiane, nettement échancrée, a une ligne de granules unissant le milieu de l'échancrure occipitale et le milieu de l'arête qui relie les deux cornes supra-oculaires. Cette ligne de granules s'estompe sur la moitié postérieure du crâne en formant une dépression délimitée latéralement par une autre rangée

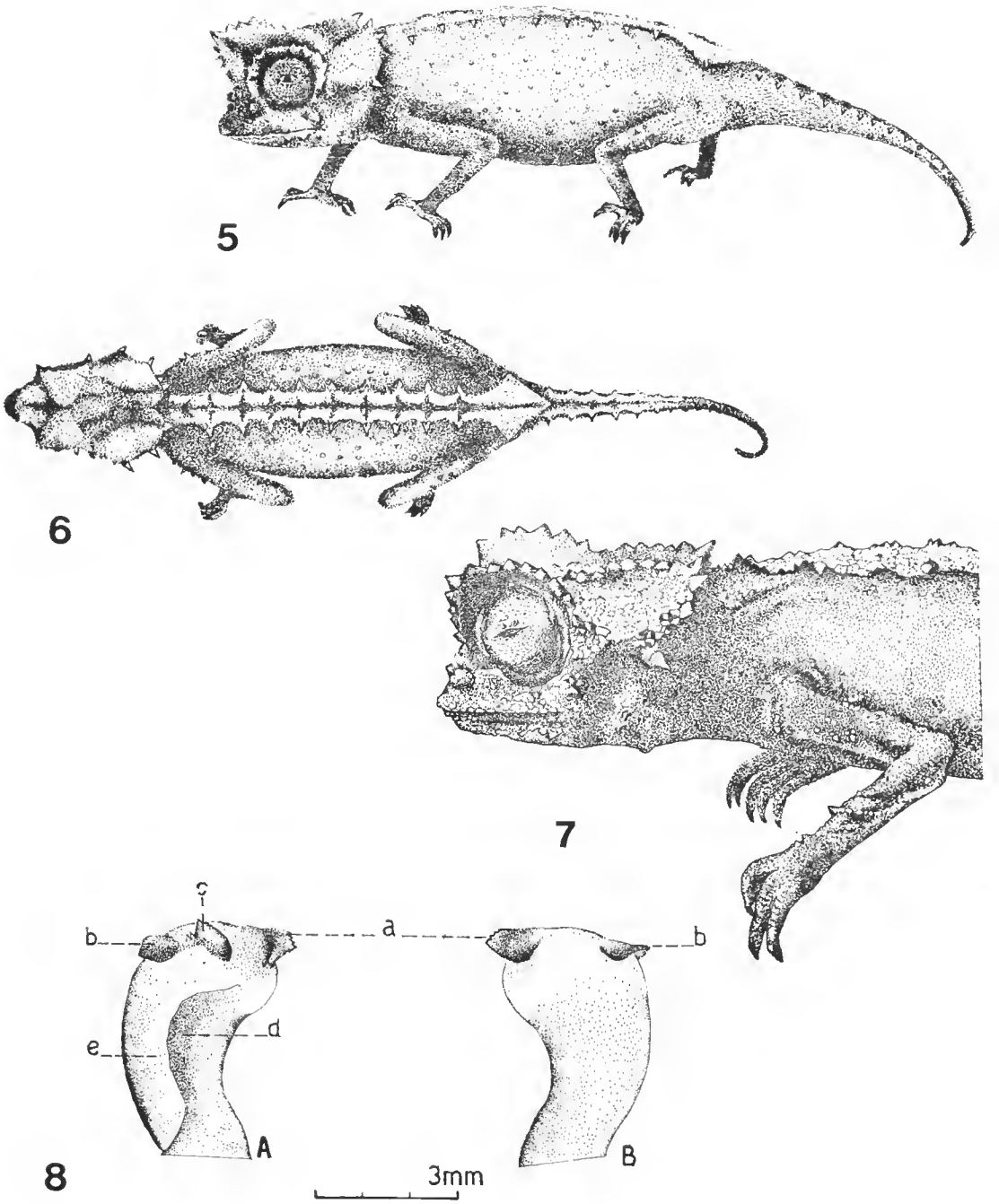


Fig. 5-8. — *B. bonsi* sp. nov. : 5, vue latérale gauche de l'holotype ; 6, vue dorsale de l'holotype ; 7, vue latérale gauche de la région antérieure du corps de l'holotype ; 8, hémipénis gauche d'un mâle (nº 986 EESSA) : A, face sternale, B, face tergale, a, auricule sommitale interne, b, auricule sommitale externe, e, languette médiane, d, masse fibreuse, e, partie lisse.

de granules. Les crêtes parasagittales partent des pointes de l'échancrure occipitale, s'évasent très vite et rejoignent les crêtes supra-oculaires. Les crêtes latérales sont reliées aux milieux des crêtes postorbitaires.

La partie antérieure de la tête, marquée par les deux protubérances nasales indépendantes, présente un léger relief en retrait par rapport à l'extrémité plate du museau.

En vue latérale, on note d'arrière en avant :

— une épine dermique au niveau du gonion et dans le prolongement du couvre-nuque;

— une épine osseuse à l'angle postéro-inférieur de l'orbite ;

— une corne supra-oculaire peu développée dont la projection en avant ne dépasse pas l'aplomb de la narine externe. La branche horizontale s'abaisse en arrière pour rejoindre la crête latérale ; l'antérieure est à peu près verticale ; elles sont denticulées ;

— une protubérance nasale séparée de la corne supra-oculaire par une dépression.

En vue ventrale, deux cônes en positions latérale et horizontale marquent l'extrémité de chaque hémimandibule.

Corps

Le corps ne porte ni crête dorsale, ni carène. Il présente dix paires d'épines latéro-vertébrales. La 10e, portée par un écusson losangique à bord denticulé, est la plus grande ; elle dépasse sa gaine d'un peu plus d'un millimètre. Les gaines de la première paire se rejoignent vers l'avant en une pointe médiane touchant l'occiput. Les 7e et 8e paires sont les plus petites. Chaque épine latéro-vertébrale, en forme de dent de scie aplatie, est enchâssée dans une couronne d'écailles.

La région axiale du dos comporte des granules surélevés délimitant un relief médian avec des ramifications allant vers les bases des épines latéro-vertébrales.

La *queue* possède des épines latéro-vertébrales plus petites que celles du corps. Tout en gardant la forme de dent de scie, elles sont nettes sauf à l'apex.

Les *membres* portent sur leur face externe des épines dermiques saillantes.

Deux groupes de trois écailles alignées, la plus grande au milieu, s'observent de part et d'autre de l'ouverture du cloaque et en arrière.

L'*hémipénis* a la forme typique de l'hémipénis du genre. Sur la face ventrale, le sillon est profondément marqué à la base de l'organe ; vers l'apex il est bordé par une masse fibreuse rouge. La partie apicale, plus massive, comprend deux auricules sommitales : l'une externe, l'autre interne plus développée, denticulée et étirée en direction ascendante. Entre elles se trouve une languette ou mamelon frontal. Chez les exemplaires nos MNHN 1978-1992 et 844-EESSA (Établissement d'Enseignement Supérieur de Sciences Agronomiques), on a une languette denticulée, chez l'exemplaire no MNHN 1978-1994, un mamelon. Cette différence peut résulter de la préparation des organes. Ceux-ci sont entièrement lisses sur la face dorsale et les faces latérales. La base des auricules est renflée.

Paratype : femelle, no MNHN 1978-1995.

La morphologie de la femelle est très semblable à celle du mâle. On remarque la base de la queue moins enflée, et un petit point noir dans la partie antérieure des fosses sus-temporales.

Justification de la nouvelle espèce

En tenant compte de l'absence de carène et de la présence d'écusson losangique, d'ornementation postanale et d'épines latéro-vertébrales sur la queue, il reste à comparer la nouvelle espèce à *B. decaryi* F. Angel, 1938.

Les ornementations de la tête sont assez différentes. On doit également souligner chez *B. decaryi* la présence d'une ligne de grandes écailles surélevées à mi-flanc ainsi que des épines latéro-vertébrales plus importantes que celles de *B. bonsi* mais qui, sur la queue, ne sont nettes qu'au tiers antérieur.

Nous dédions la nouvelle espèce à J. Bons, directeur du laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés, Montpellier, pour l'aide précieuse qu'il nous a accordée dans nos travaux herpétologiques. *B. bonsi* a pour *terra typica* la Réserve Naturelle nº 8 du Tsingy de Namoroka (Soalala).

Tableau II. — Principales dimensions (en mm) des spécimens de *Brookesia bonsi* sp. nov.

	Nº MNHN 1978-1992 ♂ holotype (8.II. 1977)	Nº EESSA 732 ♀ paratype (8.II. 1977)	Nº MNHN 1978-1993 juv. paratype (11.II. 1977)	Nº EESSA 844 ♂ paratype (8.II. 1977)	Nº MNHN 1978-1994 ♂ paratype (8.II. 1977)	Nº EESSA 928 ♂ paratype (8.II. 1977)	Nº MNHN 1978-1995 ♀ juv. paratype (9-18.III. 1978)
Longueur totale	67	61	37	60	65	59	37
Longueur de la queue	29	22	13	21	25	21	14
Tête :							
longueur	13	13	8	12	11	11	8
hauteur	13	10	6	7	10	8,5	5
Corps :							
longueur	56	49	30	47	53	47	30
hauteur	9	11	7	8	10	7	5
largeur	7	10	5	6	7	7	4
Membres :							
bras	9,5	9	5	7,5	8	7	5
avant-bras	8,5	8	4,5	7,5	8	6,5	5
cuisse	9	8	4,5	7,5	8	7	5
jambe	8	8	4	7	8	6,5	5
Hémipénis :							
longueur	5			4	5		
Rapport hémipénis/ longueur totale	1/13			1/15	1/13		

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Angel, F., 1939. — Lézards Scincidés et Chamaeleonidés nouveaux de Madagascar, des collections R. Decary. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **10** (6) (1938) : 574-577.

— 1942. — Les Lézards de Madagascar. *Mém. Acad. malgache*, **36** : 193 p.

Brygoo, E.-R., et Ch. A. Domergue, 1969. — Un *Brookesia* des forêts orientales de Madagascar, *B. thieli* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41** (6), 1968 (1969) : 1103-1109.

— 1970. — Notes sur les *Brookesia* (Chamaeleonidae) de Madagascar. V. Description de deux nouvelles espèces : *B. lambertoni* n. sp. et *B. therezieni* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **41** (5), 1969 (1970) : 1091-1096.

— 1978. — Reptiles Sauriens *Chamaeleonidae*. Genre *Brookesia* et complément pour le genre *Chamaeleo*. *In* : Faune de Madagascar. Paris, ORSTOM et CNRS, vol. 47, 171 p.

Domergue, Ch.-A., 1965. — Observations sur les hémipénis des Ophidiens et Sauriens de Madagascar. *Bull. Acad. malgache*, (1963) **41** : 21-23.

Humbert, H., et G. Cours Darne, 1965. — Notice de la carte de Madagascar, Pondichéry, Institut Français de Pondichéry, 162 p.

Ramanantsoa, G.-A., 1978. — Contribution à la connaissance des Chamaeleonidae malgaches (Reptilia, Squamata). II. Données nouvelles sur *Chamaeleo minor* A. Günther 1878. Statut de *C. wilsii petteri* E.-R. Brygoo et Ch.-A. Domergue, 1966. Étude des hémipénis et de la répartition géographique du groupe *bifidus*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 510, Zool. 351 : 91-103.

Manuscrit déposé le 4 septembre 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section A, nº 3 : 695-755.

L'encéphalisation chez les Urodèles.
II. Analyse volumétrique des régions télencéphaliques

par Michel Thireau *

Résumé. — Ce travail porte sur l'encéphale de 43 espèces et sous-espèces d'Amphibiens Urodèles. L'identification des régions télencéphaliques tient compte des travaux anciens mais elle prend surtout modèle sur l'organisation du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.). L'étude volumétrique des régions télencéphaliques des Urodèles s'interprète à partir de la loi de dysharmonie de croissance. L'allométrie interspécifique des Plethodontidae traduit un rythme évolutif accentué à tous les niveaux télencéphaliques. En prenant référence sur l'allométrie télencéphalique de l'ensemble des Urodèles, la transformation phylogénétique de la région olfactive des Urodèles est progressive tandis que la région subpalliée est régressive, et que la région palliée est assez stable. La recherche des corrélations volumétriques liant deux à deux les régions du télencéphale met en relief le pallium dorsal et l'archipallium qui semblent être de véritables « carrefours » des connexions fonctionnelles intratélencéphaliques les plus probables.

Abstract. — This work comprises a study of the brain of 43 species and subspecies of urodele. Designations of forebrain regions agree with those of certain previous works, but are especially modelled upon the organization of the telencephalon of *Salamandra salamandra* (L.). Volumetric investigations of the urodele telencephalic areas are interpreted by the principle of disharmonic growth. Interspecific allometry in the Plethodontidae indicates the presence of a pronounced evolutive rhythm at every anatomical level of the forebrain. In reference to the allometry of the telencephalon, the phylogenetic changes within the urodele olfactory area are progressive, whereas those of the subpallial region are regressive, and the situation within the area of the pallium is fairly stable. The search for volumetric correlations linking forebrain regions two-by-two brings the dorsal pallium and archipallium into relief, so that they appear to be " crossroads " for the most likely intra-telencephalic functional connections.

* *Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.*

SOMMAIRE

Introduction 697

Matériel 698

Méthode 700

1. Protocole expérimental 700
2. Traitement statistique 702

I. Étude qualitative des régions du télencéphale des Urodèles 704

A. — Généralités 704

B. — Le bulbe olfactif accessoire 704

1. Données préliminaires 704
   a — L'organe de Jacobson (s.l.) des Urodèles 705
   b — Le nerf voméro-nasal des Urodèles 706
2. Topographie et structure du bulbe olfactif accessoire des Urodèles 706
   a — Étude de *Salamandra salamandra* (L.) 707
   b — Étude des autres Urodèles 707

C. — Les autres structures télencéphaliques des Urodèles 708

1. Le bulbe olfactif principal 709
   a — La couche des « Grains » 709
   b — La couche des cellules mitrales 709
   c — La couche plexiforme 710
   d — La couche glomérulaire 710
   e — Le *stratum nervosum* 712
2. Le *nucleus olfactorius anterior* 712
3. Le septum 712
   a — Le noyau antéro-septal 712
   b — Le septum médial 714
   c — La *pars supra foraminalis septi* 714
   d — Le septum latéral 714
   e — Les noyaux commissuraux 714
   f — Le noyau inter-striato-septal 716
4. Le stratium 716
5. L'épistratium 718
6. Le pallium 718
   a — Le pallium dorsal 718
   b — Le pallium latéral 720
   c — L'archipallium 720
7. L'amygdale 720
8. Le noyau préoptique 722
9. Divers : commissures, ventricules, sillons 722
   a — Les commissures 722
      — La commissure antérieure ou paléopalliée 722
      — La commissure archipalliée 722

b — Les ventricules 722
— Le ventricule latéral 722
— Le foramen de Monrö 724
— Le recessus préoptique 724
c — Les sillons 724
— Le *sulcus limitans medialis* 724
— L'angle dorsal 724
— Le *sulcus rhinalis* 724
— Le *sulcus endorhinalis* 724
— L'angle ventral 724
— Le *sulcus septi* 724

II. Étude volumétrique interspécifique des régions télencéphaliques des Urodèles 726

A. — Signification phylogénétique du taux d'allométrie des relations interspécifiques somato-télencéphaliques 726

B. — Étude des indices de dispersion (volumétriques) des structures télencéphaliques. 735

1. Comparaison des structures entre elles, pour un même taxon 736
2. Comparaison des taxons entre eux, pour une même structure 739
3. Étude détaillée de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral 741

C. — Étude des corrélations entre les structures télencéphaliques 743

1. Liaisons du bulbe olfactif accessoire 743
2. Liaisons du bulbe olfactif principal 743
3. Liaisons du *nucleus olfactorius anterior* 745
4. Liaisons de l'aire palliée 745
5. Liaisons de l'aire subpalliée 745
6. Perspectives et limites de la méthode 746

Conclusion 749

Remerciements 751

Références bibliographiques 751

Introduction

Le cheminement historique et le contenu conceptuel de l'encéphalisation ont été précisés récemment par Gould (1971), Bauchot (1972 *a* et *b*), Bauchot et Platel (1973), Jerison (1973).

Ce travail sur les Amphibiens Urodèles est extrait de ma thèse de Doctorat d'État (Thireau, 1977) et porte sur l'analyse qualitative et quantitative des régions télencéphaliques. Dans une première partie, d'une part, nous avons complété l'étude qualitative (Thireau, 1975 *c*) du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) ; d'autre part, nous avons étendu ces résultats qualitatifs sur l'inventaire, la délimitation et la topographie des régions télencéphaliques, à un ensemble de 43 espèces et sous-espèces d'Urodèles. Dans un précédent travail (Thireau, 1976), nous avions étudié — à partir de la loi de dysharmo-

nie de croissance (Teissier, 1948 et Bauchot, 1963) — le volume de l'encéphale et de ses étages. Dans la seconde partie de la présente étude, nous avons mené une recherche comparable sur le volume des régions télencéphaliques des Urodèles : elle débouche, d'une part, sur des résultats de nature évolutive et, d'autre part, sur des indications quant au fonctionnement probable du télencéphale des Amphibiens Urodèles.

Matériel

La Systématique des Urodèles, envisagée sous l'angle classique ou moderne, ne se présente pas comme définitive. Pourtant, notre souci immédiat est d'appuyer notre travail sur la base la plus stable possible en nommant avec soin les individus que nous étudierons. A cet effet, nous avons utilisé des ouvrages ou des articles proposant des clés de détermination et des diagnoses. Dans toute la mesure du possible, nous nous sommes entourés de l'avis de taxonomistes étrangers qui étaient habitués à l'identification de la faune de leur pays. La diagnose d'un Urodèle est rendue difficile par des facteurs tels que des variations (individuelles, géographiques, saisonnières...) qui modifient l'aspect externe des individus (taille, couleurs, ornementations, caractères sexuels secondaires...). De plus, les caractères quantitatifs proposés sont souvent limités aux mensurations linéaires des individus ; elles sont tributaires d'une variabilité intrinsèque et technique qui est rarement exprimée.

Les classifications des Urodèles sont fort nombreuses, aussi était-il nécessaire d'opérer un choix motivé. Parmi les travaux anciens, nous avons retenu le catalogue de Boulenger (1882), principalement pour les mises en synonymie. Les travaux plus récents de Brame (1967) et Gorham (1974) donnent une classification familiale en accord ; la classification subfamiliale adoptée est celle de Brame. Dans la mesure où une détermination subspécifique peut être établie sans équivoque, nous utilisons la nomenclature trinominale.

Notre travail nécessitant l'analyse de paramètres quantitatifs pondéraux, il nous a semblé indispensable d'utiliser, dans toute la mesure du possible, des animaux récoltés dans la nature. Ceci nous a été facilité par six missions du Muséum national d'Histoire naturelle : n° 190 (Portugal, circuit : 13 septembre au 4 octobre 1970) ; n° 249 (France, Moulis : 18 au 27 août 1971) ; n° 207 (France, Bourg-d'Oueil : 17 au 31 juillet 1972) ; n° 86 (France, Menton : 11 au 25 avril 1973) ; n° 28 (Iran, circuit : 13 avril au 22 mai 1974) et n° 63 (Suisse, Bâle : 3 au 19 mai 1975). Nous sommes redevables aussi du dévouement efficace des personnes suivantes : Mlles, Mmes, MM. Ahmadi (Téhéran), Alcher (Paris), Angelier (Toulouse), Arnold (Berkeley), Bauchot (Paris), Bouillon (Moulis), Carver (Washington), Chabaud (Paris), Clergue (Toulouse), Corsin (Paris), Crespo (Lisbonne), d'Aubenton (Paris), Delamare-Deboutteville (Paris), de Ricqlès (Paris), de Witte (Bruxelles), Dubois (Paris), Fretey (Paris), Fuhn (Bucarest), Goubault (Chaumont), Guibé (Paris), Hébrard (Marseille), Hess (Sari), Joly (Rennes), Jullien (Marseille), Khaza'ie (Téhéran), Kimball (Bandhar-Pahlavi), Kuramoto (Munakata), Lamotte (Paris), Lanza (Florence), Lescure (Paris), Morizot (Washington), Mundel (Washington), Orejas-Miranda (Montevideo), Pine (Washington), Pretner (Postojna), Saccarao (Lisbonne), Saldanha (Lisbonne), Sardou (Villefranche-sur-Mer), Senn (Bâle), Spillmann (Paris), Thorn (Luxembourg), Tortonese (Gênes), Tuck (Téhéran, Washington), Verdier (Paris), Wake (Berkeley), Xavier (Paris), Zagaglioni (Washington).

Ce travail porte sur 43 espèces et sous-espèces d'Urodèles adultes répartis ainsi dans les diverses familles : 20 Salamandridae, 14 Plethodontidae, 4 Ambystomatidae, 2 Hyno-

biidae, 2 Proteidae et 1 Amphiumidae. Pour chaque individu de la liste qui suit, nous indiquons successivement : le nom zoologique valide et le nom d'auteur, le sigle ssp. quand la sous-espèce n'a pas pu être déterminée, le sexe, la provenance et la date de récolte [1].

SALAMANDRIDAE

Chioglossa lusitanica Boeage, ♀, Braga, Minho, Portugal, III-1974.
Cynops pyrrhogaster (Boie), ssp., ♂.
Euproctus asper (Dugès), ♀, Aulus-les-Bains, Ariège, France, VIII-1971.
Euproctus asper castelmouliensis Wolterstorff, ♂, Bagnères-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées, France, VIII-1972.
Euproctus montanus (Savi), ♂, Zonza, Ospedale, Corse.
Pleurodeles waltl Michahelles, ♀.
Salamandra atra Laurenti, ♀, Bergün-Bravuog, Grisons, Suisse, VII-1973.
Salamandra salamandra fastuosa Schreiber, ♂, Bourg-d'Oueil, Haute-Garonne, France, VII-1972.
Salamandra salamandra terrestris Lacepède, ♀, Rennes, Ille-et-Vilaine, France, III-1972.
Salamandrina terdigitata (Lacepède), ♂, Florence, Toscane, Italie, XII-1974.
Taricha granulosa granulosa (Skilton), ♀, Berkeley, Californie, États-Unis, III-1970.
Taricha rivularis (Twitty), ♀, Sonoma, Californie, États-Unis, IV-1972.
Triturus alpestris ulpestris (Laurenti), ♂, Laharmand, Haute-Marne, France, IV-1972.
Triturus boscai (Lataste), ♀, Monforte-de-Lemos, Galice, Espagne, IV-1971.
Triturus cristatus cristatus (Laurenti), ♂.
Triturus helveticus helveticus (Razoumowsky), ♂, Saint-Aignan, Loir-et-Cher, France, III-1972.
Triturus marmoratus marmoratus (Latreille), ♂, Fontainebleau, Seine-et-Marne, France, V-1970.
Triturus montandoni (Boulenger), ♀, Dărmănesti, Bacău, Roumanie.
Triturus vulgaris vulgaris (Linnaeus), ♀, Illois, Seine-Maritime, France, VI-1973.
Tylototriton verrucosus Anderson, ♂, Rakshe, Est Népal, Népal, V-1973.

PLETHODONTIDAE

Aneides lugubris (Hallowell), ♀, Contra-Costa, Californie, États-Unis, IV-1972.
Batrachoseps attenuatus (Eschscholtz) ssp., Alamada, Californie, États-Unis.
Bolitoglossa altamazonica Cope, ♀, Belém, Para, Brésil, XII-1972.
Desmognuthus monticola monticola (Dunn), ♀, Swain, Caroline du Nord, États-Unis.
Desmognathus quadramaculatus (Holbrook), ♂, Haywood, Caroline du Nord, États-Unis, VIII-1970.
Ensatina eschscholtzii Gray ssp., ♀, Berkeley, Californie, États-Unis, IV-1970.
Ensatina eschscholtzii xanthoptica Stebbins, ♀, Berkeley, Californie, États-Unis, IV-1972.
Eurycea bislineatu wilderae Dunn, ♀.
Eurycea longicauda longicauda (Green), ♀, Washington, Maryland, États-Unis, V-1970.
Hydromantes italicus gormani Lanza, ♀, Valdeblore-la-Bolline, Alpes-Maritimes, France, IV-1973.
Plethodon cinereus cinereus (Green), ♂, Carroll, Maryland, États-Unis, IV-1970.
Plethodon glutinosus glutinosus (Green), ♂, Bedford, Pennsylvanie, États-Unis, IV-1970.
Plethodon jordani shermani Stejneger, ♂, Macon, Caroline du Nord, États-Unis.
Plethodon richmondi richmondi Netting et Mittleman, ♂, Bedford, Pennsylvanie, États-Unis, IV-1970.

AMBYSTOMATIDAE

Ambystoma maculatum (Shaw), Charles, Maryland, États-Unis, III-1970.
Ambystoma texanum (Matthes), ♀, Columbia, Missouri, États-Unis, V-1971.
Dicamptodon ensatus (Eschscholtz), ♀, Berkeley, Californie, États-Unis, V-1972.
Rhyacotriton olympicus olympicus (Gaige), ♂, Berkeley, Californie, États-Unis, V-1972.

1. Dans quelques cas, les animaux ont été achetés ; il n'a pas été possible d'obtenir de renseignements sur leur provenance ou la date de leur récolte.

Hynobiidae

Hynobius naevius (Schlegel), ♀, Hiroshima, Honshu, Japon.
Onychodactylus japonicus (Houttuyn), ♂, Hinoemata, Fukushima, Japon, VI-1972.

Proteidae

Necturus maculosus (Rafinesque) ssp., ♂.
Proteus anguinus Laurenti, ♂, Planina, Slovénie, Yougoslavie, XI-1971.

Amphiumidae

Amphiuma tridactylum Cuvier, ♂.

Méthode

1. Protocole expérimental

L'encéphale peut difficilement être extrait frais de la boîte crânienne sans risque d'altérations préjudiciables à son étude histologique [1] ; une fixation différée n'est guère recommandable non plus. En conséquence, nous avons pratiqué une préfixation d'une demi-heure avant de sectionner les nerfs crâniens (dès leur émergence) et la moelle épinière (au niveau de la première paire de nerfs rachidiens). L'encéphale est pesé à 10^{-4} g près ; la précision (ou erreur relative) croît avec le poids encéphalique mais elle reste minime en comparaison de la variabilité biologique.

La majorité des encéphales (40 sur 43) a été fixée au Bouin aqueux (48 h). Quelques encéphales ont été fixés (72 h) à l'AFA [2] ; il s'agit de *Desmognathus monticola*, *Desmognathus quadramaculatus* et *Taricha granulosa*. Les encéphales dans le Bouin ont été pesés, en général, quelques heures après leur immersion. Le travail de Bauchot (1967) a montré que ce poids initial est une estimation convenable du poids encéphalique frais ; cela est moins vrai pour les Urodèles car leur encéphale subit, dans ce fixateur, une rétraction précoce. A l'inverse, l'AFA entraîne un gonflement dont nous avons tenu compte.

Le poids somatique est plus sûr avec des animaux sauvages. En effet, la captivité peut entraîner des variations somato-pondérales (importantes parfois) qui ne sont pas l'expression d'une variabilité naturelle. En conséquence, dans toute la mesure du possible, nous avons étudié des individus fraîchement capturés. Par ailleurs, nous avons veillé à ce que les Urodèles issus d'un élevage ne soient ni engraissés ni amaigris. Afin d'éliminer les éventuelles différences de réplétion du tractus digestif, d'un individu à l'autre, nous les avons mis à jeun pendant les quelques jours précédant la pesée. Les femelles présentaient parfois des gonades à un état de maturité avancé ; nous avons éliminé la majorité des ovocytes pour calculer un poids somatique corrigé qui est plus significatif. La pesée corporelle se fait, dans

1. Pour le détail des techniques d'histologie nous renvoyons, en particulier, aux travaux de Martoja et Martoja (1967), Gabe (1968).
2. Alcool 80° : 9 parties, formol 30 % : 1 partie, acide acétique : 0,5 partie.

la majorité des cas, à 10^{-2} g. On peut ainsi s'attendre à une précision de l'ordre de 1 %, ce qui constitue une erreur technique minime.

Après cette présentation de la méthode d'étude macroscopique, nous traiterons de l'estimation microscopique du volume total ou régional du télencéphale.

Tous les encéphales ont été colorés sur coupes au violet de crésyl qui permet de reconnaître les diverses régions télencéphaliques. Nous venons de voir que la rétraction due aux fixateurs ne perturbe guère (sous certaines conditions) le volume du télencéphale ; en revanche, l'ensemble des traitements d'histologie qui conduisent l'encéphale sur lames entraînent une rétraction importante. Le volume du télencéphale et de ses régions étant mesuré sur coupes, il est donc indispensable de chiffrer la rétraction qu'ils subissent (avec l'ensemble de l'encéphale) pour en indiquer les valeurs fraîches. Dans la mesure où le traitement histologique est constant (après la fixation) l'on pourrait penser que l'intensité de la rétraction est elle-même constante : il conviendrait alors de la chiffrer une fois pour toutes. Or, l'expérience a montré que la rétraction varie d'un encéphale à l'autre, donc le calcul d'un coefficient de rétraction individuel est la solution la plus longue mais la meilleure.

La méthode de recherche du coefficient de rétraction (K) nécessite de connaître le volume de l'encéphale sur coupes. A partir de sections transversales (10 µm) de l'ensemble de l'encéphale, nous établissons une série de photogrammes équidistants de n millimètres. A priori, plus leur nombre est élevé, meilleur devrait être le résultat escompté. En fait, Bauchot et Platel (1971) ont montré qu'il est inutile d'utiliser plus de 50 photogrammes pour un Scincidé de taille proche de celle d'une Salamandre. Tous les photogrammes sont tirés au même grandissement final et dans les mêmes conditions techniques. Les sections complètes de l'encéphale sont dégagées au ciseau (du reste du photogramme), puis elles sont pesées (P1). L'on établit ensuite une série d'étalons de 1 mm^2, compte tenu du grandissement des photogrammes. Leur poids moyen P2 permet de connaître la surface totale des sections de l'encéphale par la formule S mm^2 = P1/P2. Le volume reconstitué de l'encéphale est alors Vr mm^3 = S. n. L'on peut admettre que la densité de l'encéphale est très proche de l'unité ; volume et poids reconstitués sont identiques (Vr = Pe r). Nous avons mesuré, macroscopiquement, le poids encéphalique frais Pe f ; l'estimation de la rétraction (K) est immédiate : K = Pe f/Pe r.

Ce coefficient de rétraction s'applique au volume de l'encéphale pris dans son entier ou, dans le cas qui nous intéresse, au volume du télencéphale ou de toutes ses régions mesurées sur coupes.

Le découpage de l'encéphale en 50 niveaux équidistants est suffisant pour déterminer sa rétraction totale. Pour l'étude détaillée du télencéphale, nous avons réalisé environ 30 photogrammes ; dans ces conditions, même les régions peu étendues sont représentées au moins par 3 niveaux pour déterminer leur volume. En somme, l'estimation du volume télencéphalique (ou de ses régions) est une reconstruction sériée de photogrammes transversaux.

Enfin, insistons sur l'aspect constant, d'un individu à l'autre, de l'ensemble du protocole expérimental ; c'est en effet une condition nécessaire à l'établissement de comparaisons. En ce sens, le caractère perfectible de la méthode n'est qu'une condition auxiliaire : le protocole expérimental étant suffisamment élaboré, il nous semble plus important de s'attacher à son emploi répétitif qu'à une quelconque amélioration de détail.

2. **Traitement statistique**

L'intuition géniale de Brandt (1867), formulée par Snell (1892), sur la croissance encéphalique, est un cas particulier de l'allométrie de croissance définie par Huxley (1932) et Teissier (1934). C'est avec von Bonin (1937) que débutent les travaux modernes sur l'encéphalisation dont le développement s'est fait essentiellement dans les écoles de Kiel (W. Herre), Francfort-sur-le-Main (H. Stephan), Los Angeles (H. Jerison), Cambridge, Harvard University (S. J. Gould) et Paris (R. Bauchot).

La fonction allométrique $Y = b.X$ — dont l'historique a été fait par Bauchot (1972 *a*) pour l'encéphale des vertébrés — « traduit des relations aussi dissemblables que celles qui peuvent unir un jeune animal et l'adulte correspondant, deux adultes de la même espèce, ou deux adultes d'espèces différentes » (Teissier, 1948). Autrement dit, la liaison Y-X se trouve représentée par la même fonction puissance pour une dispersion intra- ou interspécifique. La représentation de cette fonction puissance est une droite après transformation logarithmique, ce qui facilite le traitement de ses paramètres.

La présente étude est interspécifique ; les données brutes Y et X représentent le volume du télencéphale ou de l'une de ses régions pour Y, et le poids somatique pour X. L'on a préféré le choix du poids somatique à celui d'une variable métrique conformément à des résultats antérieurs (Thireau, 1975 *a*).

L'allométrie (α) liant Y à X exprime l'inégale sensibilité des 2 paramètres au même ensemble de fluctuations. La corrélation (r) exprime la dispersion des points figuratifs autour de la droite d'allométrie ; elle est d'autant plus étroite que le nombre de fluctuations liées est grand. Plusieurs méthodes de calcul permettent de déterminer la pente (α) de la droite d'allométrie du nuage de points des variables liées Y-X ; il s'agit : du coefficient de régression, de l'axe principal de l'ellipse de distribution, de l'axe majeur réduit (AMR). L'AMR est la transposition, dans le calcul, d'une méthode d'interpolation graphique rendant minimale la somme du produit des écarts de Y pour X constant et de X pour Y constant. Sa construction étant symétrique par rapport aux variables Y et X, la pente de cette droite est indépendante de la valeur du coefficient de corrélation (r) de la liaison Y-X. Si le problème de l'expression de l'allométrie n'a pas de solution unique, son calcul par l'axe majeur réduit (AMR) est retenu par Teissier (1948). Les travaux ultérieurs de cet auteur ont montré le bien-fondé de ce mode d'expression : « ... quand les informations se limitent à celles qu'apporte la connaissance de deux mesures pratiquées sur chacun des individus étudiés, l'axe majeur réduit est généralement la droite d'ajustement qui fournit l'estimation la plus raisonnable de la relation structurale cherchée » (Teissier, 1961).

Les valeurs de l'allométrie AMR (α) varient avec la nature du paramètre Y de la relation Y-X mais elles expriment dans tous les cas une *transformation phylogénétique* des dispersions interspécifiques. L'allométrie (AMR1) de la relation télencéphale — poids somatique peut servir de référence pour l'étude de l'allométrie (AMR2) des relations du type région télencéphalique — poids somatique : les régions télencéphaliques *progressives* ont une transformation phylogénétique rapide (AMR1 $<$ AMR2), tandis que les régions télencéphaliques *régressives* ont une transformation phylogénétique lente (AMR1 $>$ AMR2).

Pour calculer le facteur b de la relation $Y = b.X^{\alpha}$, il faut définir une allométrie de référence stable. Théoriquement, l'allométrie poids encéphalique — poids somatique

(AMR = 0,5391 ; Thireau, 1976) est la plus appropriée pour représenter l'encéphale des Urodèles à tous les niveaux anatomiques car elle exprime très exactement la moyenne pondérée de l'ensemble des allométries partielles des régions encéphaliques, nous lui avons préféré l'allométrie un peu plus faible (AMR = 0,52) qui nous avait déjà servi pour le calcul des valeurs de b (Thireau, 1976). Le calcul du facteur b rend nécessaire la définition d'une série de couples (Y^0-X... Yn-X) de référence qui peuvent être :

— soit les centres de gravité des n distributions (Y-X) d'un ensemble quelconque d'espèces ;

— soit les centres de gravité des n distributions (Y-X) d'un lot d'espèces sélectionnées ;

— soit les n données (Y-X) propres à un individu, choisi au sein d'un lot, d'une espèce représentative.

La première solution avait été retenue précédemment (Thireau, 1975 *b* et 1976) et avait conduit à l'identification d'un lot d'espèces de « base » (Thireau, 1976) qui aurait pu servir intégralement de référence. En fait, à partir de ce lot, nous avons recherché une référence plus concrète par l'extraction d'une seule espèce représentative. Nous estimons indispensable que l'individu retenu soit bien caractéristique de l'espèce de référence ; il doit donc être extrait d'un échantillon relativement abondant (Thireau, 1977, tabl. II). Nous pouvons choisir entre *Triturus vulgaris* (15 individus), *Plethodon cinereus* (11 individus) et *Triturus montandoni* (9 individus) qui représentent une encéphalisation moyenne au sein des Salamandridae et des Plethodontidae (Thireau, 1975 *b*). La diversification (D) des étages encéphaliques de *Triturus vulgaris* est particulièrement restreinte (D = 13) (Thireau, 1975 *b* et 1977) ; c'est la plus étroite parmi le lot d'Urodèles de « base ». Nous retiendrons donc un individu de cette espèce car toutes les autres espèces du lot de « base » ont une diversification plus élevée et apparaissent ainsi moins représentatives du modèle encéphalique élémentaire.

Le facteur b sera calculé sur la base du télencéphale de *Triturus vulgaris* et pour une allométrie AMR = 0,52. b représente l'ordonnée à l'origine de la relation $Y = b.\ X^{\alpha}$. Pour chacun des points figuratifs du nuage de dispersion interspécifique des couples Y-X ... Yn-X, on peut mener la parallèle à la droite d'allométrie ; les ordonnées origine correspondantes sont b1, b2, bn... En portant b à 100, on déduit des *indices de dispersion* (*volumétriques*) des régions télencéphaliques : $Id1 = \frac{b1\ .\ 100}{b}$, $Id2 = \frac{b2\ .\ 100}{b}$, ... $Idn = \frac{bn\ .\ 100}{b}$. Ces valeurs Id1, Id2, ... Idn représentent, pour une espèce quelconque, les volumes soit du télencéphale, soit de l'une de ses régions ; chez *Triturus vulgaris*, Id1 = Id2, ... = Idn = 100. La marge de variation intraspécifique qui entoure chacun des indices a déjà été déterminée (Thireau, 1975 *d* et *e*, 1977) et ne sera pas reproduite dans le présent travail.

Enfin, il est possible, par le biais de cette étude volumétrique, de rechercher les connexions fonctionnelles les plus probables qui lient les régions télencéphaliques des Urodèles. C'est ce que permet la recherche des coefficients de corrélation (r) liant les volumes des régions télencéphaliques prises 2 à 2 pour l'ensemble des Urodèles. En effet, plus r est proche de 1, plus il y a de chances qu'existe une connexion fonctionnelle entre les deux structures en cause. Quand r = 0,7071, il y a 50 % de chances pour que les variations d'une structure soient dues aux variations de l'autre structure (on a alors r^2 % = 50). L'on pourrait rete-

nir cette valeur comme seuil en deçà duquel la corrélation fonctionnelle est peu probable. Nous avons préféré déterminer un seuil, cas par cas, en calculant la moyenne des coefficients r^2 % de l'ensemble des couples que l'on peut constituer entre chacune des structures télencéphaliques et toutes les autres.

I. ÉTUDE QUALITATIVE DES RÉGIONS DU TÉLENCÉPHALE DES URODÈLES

A. — Généralités

Pour l'étude de chaque espèce, nous n'avons pas jugé nécessaire d'entreprendre un travail qualitatif et quantitatif aussi approfondi que chez *Salamandra salamandra* (cf. Thireau, 1975 *c*). En effet, dans un groupe homogène comme les Urodèles, l'identification et la délimitation des régions encéphaliques peuvent s'établir aisément autour du modèle que fournit l'étude de *Salamandra salamandra*.

En ce qui concerne la délimitation des étages encéphaliques, les structures frontières que nous avons identifiées chez la Salamandre ont été aisément reconnues chez toutes les autres espèces. L'étude détaillée des structures télencéphaliques ne présente pas non plus de réelles difficultés — à l'exception du bulbe olfactif accessoire sur lequel nous reviendrons — puisque le même plan architectural se répète dans toutes les espèces. Les structures télencéphaliques des Urodèles peuvent être identifiées et délimitées par une simple coloration au violet de crésyl quand celle-ci se trouve complétée par les résultats de l'étude de la Salamandre. En effet, la topographie des structures est fort constante et leur identification ne présente pas d'équivoque possible. De plus, l'agencement, la densité et le diamètre nucléaires sont assez variables entre structures contiguës pour que, au minimum, l'un d'entre eux puisse permettre une délimitation « objective ». Enfin, la coloration au violet de crésyl est d'une intensité inégale d'une structure à l'autre.

Pour suivre l'interprétation des structures télencéphaliques des Urodèles, nous proposons une abondante illustration tirée du calque de certains de nos photogrammes (fig. 1 à 9). Sur ces figures, chaque espèce est représentée par trois niveaux transversaux — a, b et c — les niveaux a et c se situent respectivement aux tiers antérieur et postérieur du télencéphale, le niveau b est moyen [1]. Cette illustration indique les limites des structures télencéphaliques et elle traduit leur encombrement cellulaire : « Ce que l'œil perçoit le plus facilement sur des coupes colorées par la méthode de Nissl, c'est en effet la proportion de ce qui est coloré en violet (les cellules) par rapport au fond » (Bauchot, 1963).

B. — Le bulbe olfactif accessoire

1. Données préliminaires

Classiquement, chez les Tétrapodes, on considère que le bulbe olfactif accessoire est connecté à un épithélium voméro-nasal par le nerf voméro-nasal. Une étude du bulbe

1. *Hydromantes italicus* (fig. 1) est représenté par 6 niveaux.

olfactif accessoire limitée à l'interprétation des coupes du télencéphale rostral des Urodèles n'est pas suffisante car il n'y a pas toujours de critères nets pour sa mise en évidence [1]. Nous avons recherché dans la littérature — par l'étude des structures voméro-nasales — une argumentation indirecte sur la présence ou l'absence du bulbe olfactif accessoire [2].

a — *L'organe de Jacobson (s. l.) des Urodèles*

On peut trouver dans Francis (1934) un aperçu historique de la polémique qui suivit la mise en évidence par Seydel (1895) d'un organe de Jacobson (s. l.) chez les Amphibiens. Parsons (1967) pense — tout comme Seydel — que l'épithélium voméro-nasal latéral (du *cavum nasi proprium*) des Urodèles constitue un organe de Jacobson (s. l.) qui est décrit sous divers noms dans la littérature allemande : « seitliche Nasenrinne », « lateralen Anhang », « hintere Rinne »...

Chez les Amphiumidae, l'avis des auteurs est partagé puisque selon Anton (1908), Bruner (1914) et Noble (1931), il existerait un organe de Jacobson proche de celui des Urodèles évolués tandis que, d'après Higgins (1920) et Herrick (1921), l'organe de Jacobson serait absent. Chez les Proteidae, la situation est claire car les auteurs s'accordent pour noter l'absence d'organe de Jacobson chez *Necturus* et *Proteus* (Seydel, 1895 ; Zuckerkandl, 1908 ; Anton, 1911 ; Bruner, 1914 ; Higgins, 1920 ; Herrick, 1933 et Durand, 1971).

Selon les données de la littérature, l'organe de Jacobson est toujours présent dans les autres familles d'Urodèles que nous avons étudiées :

Hynobiidae

Hynobius keyserlingii (Dyhowski) : Medvedeva, 1968.
Onychodactylus sp. : Okajima, 1910.
Ranodon sibericus Kessler : Medvedeva, 1968.

Salamandridae

Notophtalmus viridescens (Rafinesque) = *Diemictylus viridescens* : Higgins, 1920.
Salamandra salamandra (Linné) = *Salamandra maculata* : Seydel, 1895 ; Higgins, 1920 et Francis, 1934.
Salamandrina terdigitata (Lacepède) = *Salamandrina perspicillata* : Zuckerkandl, 1910.
Triturus alpestris (Laurenti) = *Triton alpestris* . Burckhardt, 1891 ; Seydel, 1895 ; Zuckerkandl, 1910 et Schuch, 1934.
Triturus cristatus (Laurenti) = *Triton cristatus* : Higgins, 1920.
Triturus cristatus karelinii (Strauch) : Medvedeva, 1968.
Triturus vulgaris (Linné) = *Triton taeniatus* : Burckhardt, 1891 et Medvedeva, 1968.

Ambystomatidae

Ambystoma maculatum (Shaw) = *Ambystoma punctatum* : Higgins, 1920.
Ambystoma mexicanum (Shaw) = *Siredon pisciformis* : Seydel, 1895 et Zuckerkandl, 1908.
Ambystoma opacum (Gravenhorst) : Zuckerkandl, 1910.

Plethodontidae

Hydromantes italicus Dunn = *Spelerpes fuscus* : Zuckerkandl, 1910.
Plethodon cinereus (Green) = *Plethodon erythronotus* : Higgins, 1920.
Plethodon glutinosus (Green) : Zuckerkandl, 1910.

1. Voir Thireau, 1975 *c*.
2. Il conviendrait de réaliser un travail comparable à celui de Gabe et Saint-Girons (1976).

Cette liste rassemble principalement les espèces dont nous avons fait l'étude ; pour un complément bibliographique, il est conseillé de se reporter aux travaux de Seydel (1895), Zuckerkandl (1908), Schuch (1934) et Matthes (1934).

b — *Le nerf vomero-nasal des Urodèles*

La situation est assez confuse à son sujet ; il suffit pour s'en convaincre de relever quelques données de la littérature.

D'après Burckhardt (1891), chez *Triturus alpestris*, le rameau ventral du nerf olfactif innerve l'épithélium vomero-nasal tandis que le rameau dorsal innerve l'épithélium olfactif. Vers le télencéphale, le nerf olfactif présente un mélange de fibres qui est bien plus accentué chez *Triturus alpestris* que chez *Triturus vulgaris*. Les résultats de Coghill (1902) chez *Ambystoma trigrinum* et d'Herrick (1921) chez *Ambystoma maculatum* ont montré combien il est difficile de suivre l'innervation de l'épithélium vomero-nasal. Ces auteurs reconnaissent un rameau antérieur et un rameau postero-latéral (du nerf olfactif) qui présentent entre eux un mélange de fibres. Le rameau postero-latéral gagne principalement l'épithélium vomero-nasal mais, pour Herrick, le bulbe olfactif accessoire reçoit aussi des fibres provenant de l'épithélium olfactif. Bien que les Proteidae soient dépourvus d'organe de Jacobson (s. l.), Norris (1911) a montré que le nerf olfactif de *Necturus* présente deux rameaux distincts dès le télencéphale ; chez *Proteus* (Durand, 1971) la ramification du nerf olfactif n'est pas aussi précoce. Noble (1931) nous semble très optimiste quand, après l'étude de l'organe de Jacobson des Urodèles, il déclare : « The olfactory nerve fibers extending to Jacobson's organ frequently form a bundle distinct from those connecting with the remainder of the nasal chamber. » Parsons (1967) propose un schéma (fig. 1 D, p. 400) qui résume bien la situation avec ce qu'elle comporte de complexité : « All of the fibers from the vomeronasal epithelium pass ventral to the nasal cavity in their path to the bulb and tend to enter the accessory bulb while those from the olfactory epithelium may pass either dorsal or ventral to the nasal cavity and tend to enter the main bulb. »

Il apparaît donc, d'après ces quelques lignes, que l'étude de l'innervation vomeronasale des Urodèles ne fournit pas de résultats bien nets.

2. Topographie et structure du bulbe olfactif accessoire des Urodèles

Dans son travail de 1921, Herrick insiste plusieurs fois sur la difficulté qu'il éprouve à différencier le bulbe olfactif accessoire du bulbe olfactif principal chez l'Ambystome : « The olfactory bulb is lateral, with an imperfectly differentiated accessory bulb... » En 1924, Herrick précise « the lamination of the accessory bulb is similar (*à celle du bulbe olfactif principal*), though the arrangement is less regular ». En fait, le cas de l'Ambystome est l'un des plus difficiles qui soit parmi les Urodèles. Nieuwenhuys (1967), dans son travail d'ensemble sur les centres et les tractus olfactifs des Vertébrés, reprend, à propos des Amphibiens, les remarques d'Ariëns Kappers et coll. (1936) sur le bulbe accessoire : « The olfactory bulb has a cellular structure similar to that of the olfactory bulb proper, but on the whole its elements show less regular arrangement. » Ceci est partagé, chez les Anoures, par Hoffman (1963) ; de plus, selon cet auteur, le bulbe olfactif accessoire « varies markedly in size and, in rare instances, appears to be absent in some tailless amphibians ». En 1967,

Parsons écrit à propos des Urodèles : « ... the main and accessory olfactory bulbs, the latter being a rather indistinct posterior prolongation of the lateral side of the main olfactory bulb ». Nous constatons que la littérature apparaît comme assez laconique quant à l'étude de la structure et de la topographie du bulbe olfactif accessoire des Urodèles. Nous pensons que l'étude de *Salamandra salamandra*, par un ensemble de colorations et réactions qualitatives, devrait permettre d'une part de préciser cette question, d'autre part de proposer un modèle pour l'étude des autres Urodèles.

a — *Étude de* Salamandra salamandra *(L.)*

Dans un article antérieur (Thireau, 1975 *c*) sur cette espèce, nous n'avions pas su individualiser le bulbe olfactif accessoire. La mise en évidence de cette structure nécessite une étude très attentive des coupes en raison de sa petite taille, de son arrangement cellulaire et de sa position. Le bulbe olfactif accessoire de la Salamandre est en position dorso-latérale externe, à l'arrière du bulbe olfactif principal caudal. L'examen externe de l'encéphale relève une petite protubérance que l'on retrouve sur des coupes transversales à l'emplacement de la zone glomérulaire. Les « grains » et les cellules mitrales forment une seule couche où se mélangent les deux catégories nucléaires. Cette couche coiffe la zone glomérulaire dans les niveaux moyens mais, en arrière, elle occupe tout le bulbe olfactif accessoire. Ce dernier est assez étendu car il débute en même temps que l'archipallium et s'achève avec l'apparition du striatum. Le bulbe olfactif accessoire est bordé par le pallium latéral, les grains, les noyaux mitraux et les glomérules du bulbe olfactif principal caudal ; à aucun moment il n'atteint le ventricule latéral [1].

Dans son travail sur *Salamandra salamandra* (= *S. maculosa*), Kreth (1930) reconnaît une *formatio bulbaris pars posterior* en s'interrogeant sur son homologation à un bulbe olfactif accessoire (= *bulbulus accessorius*). Nous venons de montrer l'individualité de cette structure chez la Salamandre ; il semble également que l'on puisse la considérer comme synonyme (du moins en partie) du *nucleus postolfactorius lateralis* de Kuhlenbeck (1921).

b — *Étude des autres Urodèles*

Si l'on s'en tient aux données de la littérature, le bulbe olfactif accessoire a été représenté chez quelques espèces seulement. Chez *Triturus* sp., Benedetti (1928) distingue un bulbo olfattorio accessorio ; à propos de *Triturus cristatus* (= *Triton cristatus*), l'auteur signale la présence de cellulae bulbares dorsales, zone nucléaire du bulbe olfactif accessoire. Bindewald (1914) signale un *bulbulus accessorius* chez *Ambystoma tigrinum* ; cette structure présente un *stratum semi lunare* qui représente la couche nucléaire du bulbe olfactif accessoire. Nous pensons que le *nucleus postolfactorius laterales* de Kuhlenbeck (1921) chez *Ambystoma mexicanum* (= *Siredon pisciformis*) est probablement l'équivalent (en partie tout du moins) du bulbe olfactif accessoire. Chez *Ambystoma tigrinum*, Herrick (1948) représente un *bulbulus olfactorius accessorius*. Chez *Necturus maculosus*, Herrick (1921) déclare : « There is an accessory olfactory bulb very poorly differentiated from the

1. A l'aide du matériel qui a servi dans Thireau, 1975 *c*, nous précisons que : l'imprégnation de Bodian et la triple coloration de Flemming mettent en évidence la zone glomérulaire qui est séparée, par quelques noyaux, de son homologue dans le bulbe olfactif principal caudal ; la triple coloration de Flemming révèle quelques globules lipidiques petits ou de taille moyenne disséminés aussi bien parmi les noyaux que dans les glomérules.

rostral portion of the bulb. » Cette position n'est pas entérinée ultérieurement (cf. Herrick, 1933). Quant à *Amphiuma means*, selon Herrick (1921) « ... there is no clearly defined accessory bulb ». Nous n'avons pas mis en évidence un bulbe olfactif accessoire chez *Necturus maculosus* ; en revanche, chez *Amphiuma tridactylum*, il est probablement présent sur quelques coupes. Les travaux de Hirsch-Tabor (1908) et de Kreth (1931) ne font pas état d'un bulbe olfactif accessoire chez *Proteus anguinus* ; Benedetti (1933) signale un *nucleus postolfactorius* « ... alla porzione posteriore della formazione bulbare » ; selon nous, il s'agit du bulbe olfactif principal caudal.

En somme, à l'exception de *Necturus maculosus* et de *Proteus anguinus*, nous avons toujours observé un bulbe olfactif accessoire chez toutes les espèces dont nous avons fait l'étude. Toutefois, nous pensons que le problème du bulbe olfactif accessoire mériterait une étude encore plus approfondie.

C. — Les autres structures télencéphaliques des Urodèles

Le découpage d'ensemble du télencéphale des Amphibiens selon Ecker's et Wiedersheim's (1889) — pallium, subpallium — a été suivi (chez les Urodèles) en particulier par Kuhlenbeck (1921), Holmgren (1922), Röhrs (1955), Wächtler (1966)... L'étude historique que nous proposons pour la topographie télencéphalique des Urodèles répertorie, surtout d'après leur illustration, les travaux d'environ 30 auteurs sur une vingtaine d'espèces pour une trentaine de structures, sillons, commissures et ventricules.

L'agencement topographique des structures télencéphaliques est suffisamment stable, au sein des Urodèles, pour ne pas nécessiter sa description détaillée [1] dans chaque espèce étudiée : l'illustration que nous proposons (fig. 1 à 9) représente l'essentiel des variations qualitatives que nous avons rencontrées. En revanche, nous avons jugé indispensable d'établir, par un ensemble d'homologies, un lien avec les résultats des auteurs antérieurs. La littérature n'est pas bien riche à ce sujet et nous n'avons relevé que les listes de Bindewald (1914) et d'Herrick (1933) sur le télencéphale des Amphibiens, Urodèles principalement. Quant au diencéphale, le travail de Bergquist (1932) constitue une référence essentielle. Nous avons cherché à établir un inventaire assez complet mais il ne nous a pas été permis de consulter certains travaux comme ceux de Sumi (1926 *a* et *b*) ou de Krabbe (1962). Afin de ne pas surcharger nos listes d'homologies télencéphaliques, nous donnons, au préalable, le synonyme valide des espèces étudiées par les auteurs.

Ambystoma sp. Tschudi = *Amblystoma*
Ambystoma maculatum (Shaw) = *Ambystoma punctatum*
Ambystoma mexicanum (Shaw) = *Siredon pisciformis*
Necturus maculosus (Raf.) = *Necturus maculatus*
Notophtalmus viridescens (Raf.) = *Diemy(i)ctylus viridescens*
Salamandrina terdigitata (Lac.) = *Salamandrina perspicillata*
Triturus alpestris (Laur.) = *Triton alpestris*
Triturus cristatus (Laur.) = *Triton cristatus*
Triturus cristatus dobrogicus (Kiritz.) = *Triturus cristatus danubialis*
Triturus vulgaris (L.) = *Triton taeniatus*, *Triton vulgaris*.

1. Comme chez *Salamandra salamandra*, cf. Thireau, 1975 *c*.

1. **Le bulbe olfactif principal**

= *Bulbus olfactorius : Triturus vulgaris* ; Studnicka (1895) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948) — nombreuses espèces [1] ; Wächtler (1966).

= Bulbo olfattorio : *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928) — *Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).

= *Formatio bulbaris : Proteus anguinus* ; Hirsch-Tarob (1908) — *Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912) — *Triturus* sp. ; Benedetti (1928).

= *Lobus olfactorius : Triturus vulgaris* ; Burckhardt (1891).

= Olfactory : *Desmognathus fuscus* ; Fish (1895) — *Necturus* sp. ; Kingsbury (1895).

= Olfactory bulb : *Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911) — *Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

= Rhinencephalon : *Amphiuma tridactylum* ; Osborn (1883).

a — *La couche des « Grains »* (Pleurodeles waltl ; R. Y. Cajal, 1911)

= *Cellulae bulbares* dorsales, médiales et ventrales ou Körnerschicht + *cellulae laterales* + *(partim) prominentia dorso-lateralis* et *ventro-lateralis : Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).

= *Cellulae bulbares* dorsales, médiales et ventrales : *Proteus anguinus* ; Kreth (1931).

= *Cellulae granulares* dorsales, médiales et ventrales : *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928).

= *Cellulae laterales ventriculi (partim) : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912).

= Mitral and granule cells of the olfactory bulb : *Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911).

= *Stratum granulare* ou granular layer + transitional cells : *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

= *Stratum granulare* + superficial cells (dorsal et ventral) + transitional cells (dorsal et ventral) : *Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

= *Stratum granulosum* : nombreuses espèces [1] ; Wächtler (1966).

b — *La couche des cellules mitrales*

= *Cellulae laterales superficiliaris : Proteus anguinus* ; Kreth (1931).

= *Cellulae mitrales : Triturus cristatus* ; Benedetti (1928).

= Couche des cellules à panache : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. Cajal (1911).

= Mitralzellen : *Proteus anguinus* ; Hirsch-Tarob (1908).

= Schicht der Mitraliszellen : *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).

= Strato delle cellule mitrali : *Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).

= Stratum of mitral cells : *Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *id.* ou layer of mitral cells, *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

1. *Triturus c. cristatus, T. c. carnifex, T. c. dobrogicus, T. v. vulgaris, T. a. alpestris, Cynops pyrrhogaster, Pleurodeles waltl, Notophthalmus viridescens, Salamandra s. salamandra, S. atra, Eurycea bislineata, Desmognathus fuscus.*

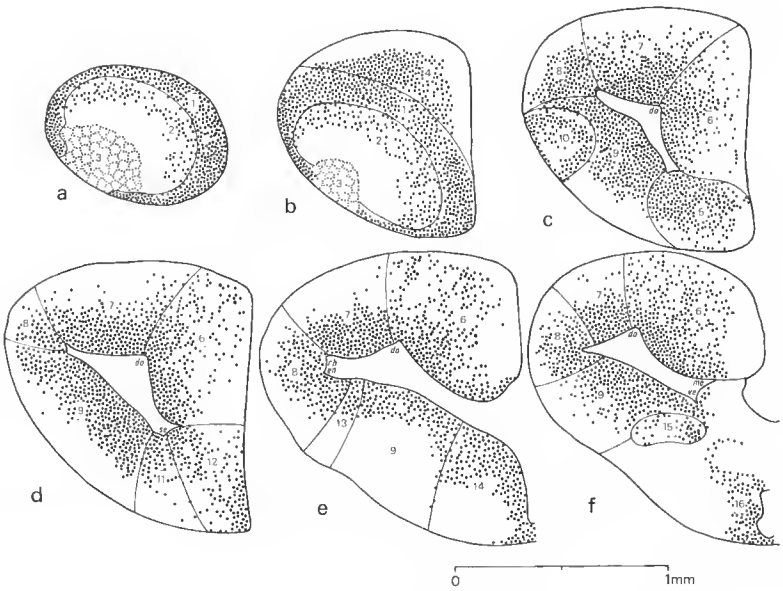


Fig. 1. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à f) de l'hémisphère cérébral gauche d'*Hydromantes italicus*. Pour avoir une représentation de toutes les structures télencéphaliques, l'intervalle entre deux niveaux successifs n'est pas constant (a-b : 0,36 mm ; b-c : 0,45 mm ; c-d : 0,45 mm ; d-e : 0,54 mm ; e-f : 0,36 mm).

do, angle dorsal ; en, *sulcus endorhinalis* ; me, *sulcus medialis* ; rh, *sulcus rhinalis* ; se, *sulcus septi* ; ve, angle ventral.

1 : couche des grains du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 2 : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 3 : glomérules du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 4 : *nucleus olfactorius anterior* ; 5 : noyau antéro-septal ; 6 : archipallium ; 7 : pallium dorsal ; 8 : pallium latéral ; 9 : striatum ; 10 : bulbe olfactif accessoire ; 11 : noyau inter-striato-septal ; 12 : septum ; 13 : épistriatum ; 14 : noyau des commissures ; 15 : amygdale ; 16 : noyau préoptique.

c — *La couche plexiforme*

= Couche moléculaire : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. Cajal (1911).
= Molecular layer ou plexiform layer : *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= Strato molecolare : *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928).
= Stratum moleculare : *Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= Stratum plexiforme : nombreuses espèces [1] ; Wächtler (1966).
= *Zona molecularis : Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).

d — *La couche glomérulaire*

= *Campo glomerulare mediale et laterale : Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).
= Couche des glomérules : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. Cajal (1911).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

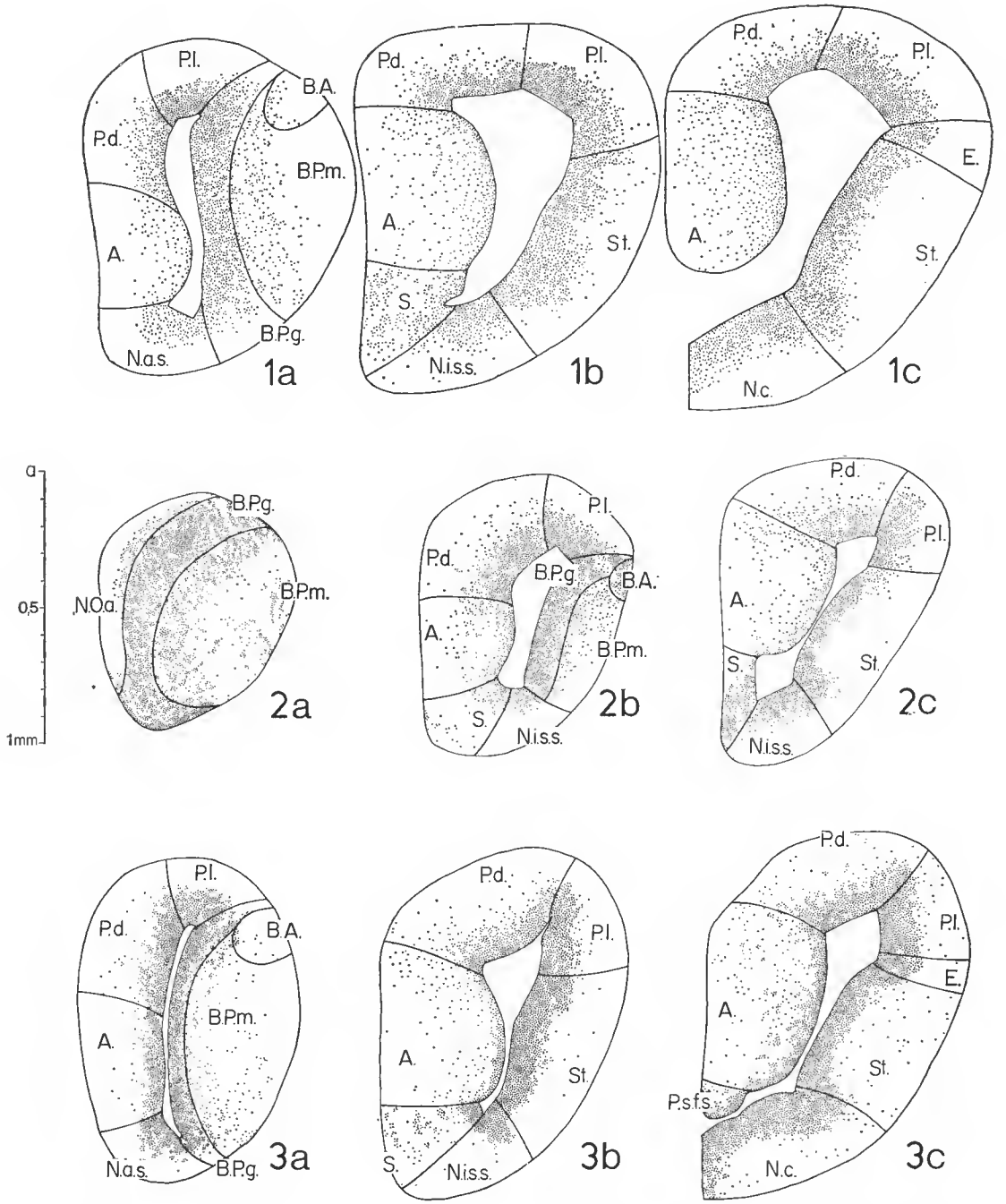


Fig. 2. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral droit de *Taricha granulosa* (1), de *Triturus montandoni* (2) et d'*Euproctus asper* (3).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P. d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; P.s.f.s. : *pars supra foraminalis septi* ; S. : septum ; St. : striatum.

= *Formatio bulbaris : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912).
= *Glomerula olfactoria* : nombreuses espèces [1] ; Wächtler (1966).
= Glomérule : *Necturus* sp. ; Kingsbury (1895).
= *Glomeruli : Triturus vulgaris* ; Burckhardt (1891) — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).
= Glomeruli olfattori : *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928).
= Olfactory glomerules : *Plethodon glutinosus* ; Dodds (1907).
= Strato glomerulare : *Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).
= *Stratum glomerulosum : Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

e — *Le* stratum nervosum *: Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

= Faisceaux de fibres olfactives : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. Cajal (1911).
= *Formatio bulbaris (partim) : Proteus anguinus* ; Kreth (1931).
= *Fila olfactoria : Proteus anguinus* ; Hirsch-Tabor (1908) — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).

2. **Le nucleus olfactorius anterior**

Necturus sp. ; Mc Kibben (1911) — *Ambystoma* sp. ; Burr (1920) — *Triturus* sp. ; Benedetti (1928), *id. (partim)* — nombreuses espèces [1] ; Wächtler (1966) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= *Nucleus olfactorius anterior + cellulae mediales : Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).
= *Nucleus olfactorius anterior medialis (pars crassa + pars tenuis) : Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

3. **Le septum** (s. l.)

a — *Le noyau antéro-septal*

= *Nucleus medialis septi : Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911).
= *Nucleus medianus septi : Ambystoma* sp. ; Burr (1920).
= *Nucleus olfactorius anterior ventralis : Necturus maculosus* ; Herrick (1933).
= *Nucleus olfactorius anterior ventralis + medialis : Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= *Septum (partim) + eminentia septalis (partim) + nucleus postolfactorius (partim) : Ambystoma mexicanum* ; Kuhlenbeck (1921).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

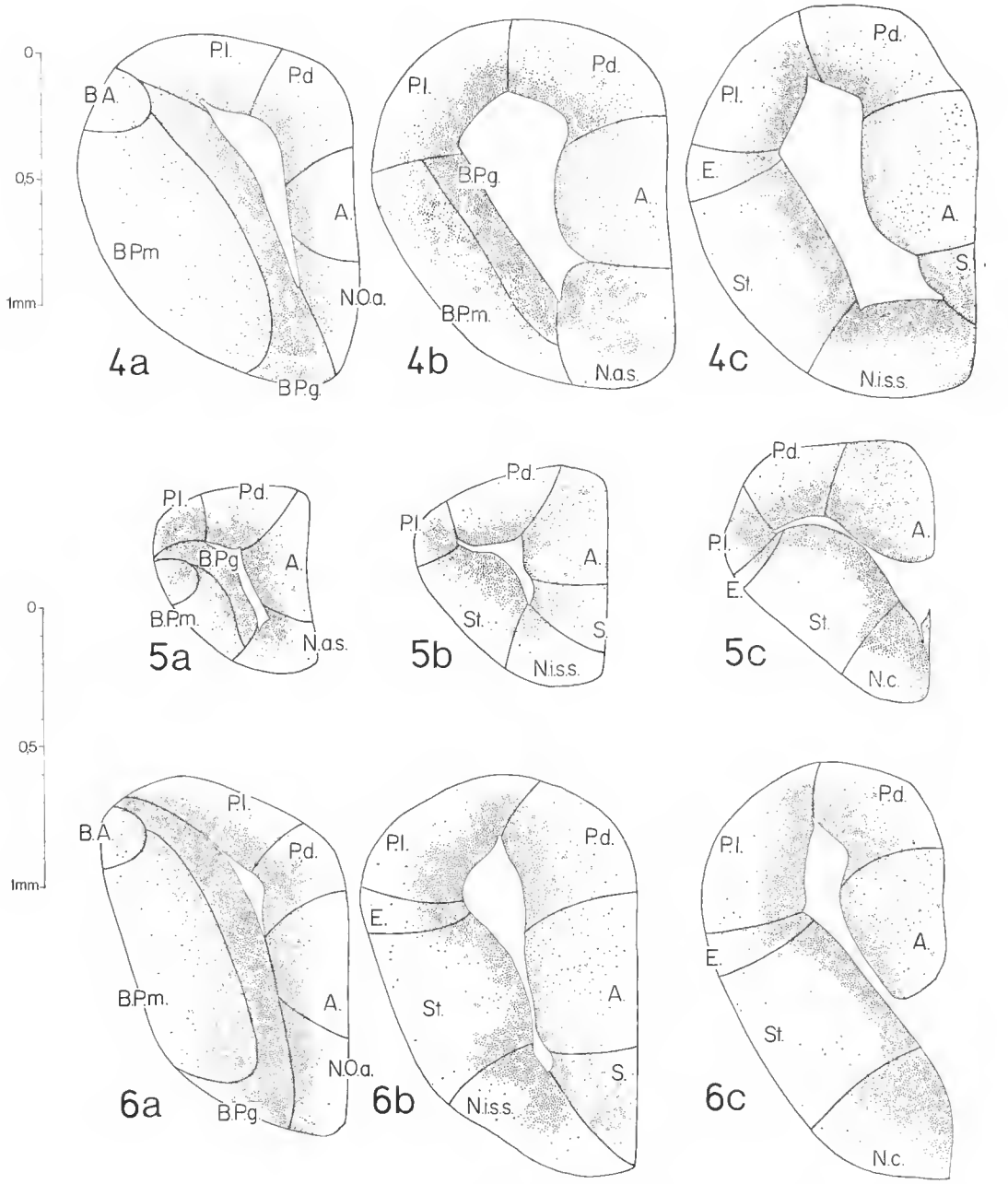


Fig. 3. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à e) de l'hémisphère cérébral gauche de *Tylototriton verrucosus* (4), de *Salamandrina terdigitata* (5) et de *Cynops pyrrhogaster* (6).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal B.P.m. couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

b — *Le septum médial*

= *Eminentia septalis : Notophtalmus viridescens* ; Röthig (1912).
= *Medial septum : Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).
= *Nucleus medialis + eminentia septalis : Hynobius* sp. ; Röthig (1912).
= *Nucleus medialis septi : Proteus anguinus* ; Kreth (1931) — *Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= *Nucleus medialis septi + septum ependimale : Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928).
= *Nucleus medianus septi + septum ependymale + eminentia septalis : Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).
= *Nucleus septi (partim) : Ambystoma maculatum* ; Piatt (1951).
= *Septum (partim) + eminentia septalis (partim) + nucleus postolfactorius medialis (partim) : Ambystoma mexicanum* et *Triturus vulgaris* ; Kuhlenbeck (1921).
= *Septum ependymale : Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911) — *Triturus* sp. ; Söderberg (1922).
= *Septum nucleus medialis* : nombreuses espèees [1] ; Wächtler (1966).

c — *La* pars supra foraminalis septi

= *Pars fimbrialis septi : Hynobius* sp. ; Röthig (1912) — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914) — *Triturus* sp. ; Benedetti (1928) — *Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

d — *Le septum latéral*

= Lateral septum : *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).
= *Nucleus lateralis : Hynobius* sp. ; Röthig (1912).
= *Nucleus lateralis septi : Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928) — *Proteus anguinus* ; Kreth (1931) — *Necturus maculosus* ; Herrick (1933), *id. (partim)* — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= *Nucleus medialis septi : Triturus* sp. ; Söderberg (1922).
= *Nucleus septi (partim) : Ambystoma maculatum* ; Piatt (1951).
= *Prominentia medialis : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912).
= *Septum (partim) + eminentia septalis (partim) + nucleus postolfactorius medialis (partim) : Ambystoma mexicanum* et *Triturus vulgaris* ; Kuhlenbeck (1921).
= *Septum nucleus lateralis* : nombreuses espèces [1] ; Wächtler (1966).

e — *Les noyaux commissuraux*

= Bed nuclei : *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948) ; Kokoros et Northcutt (1977).
= *Nucleus basalis (partim) : Ambystoma mexicanum* ; Kuhlenbeck (1921).
= *Nucleus praeopticus : Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

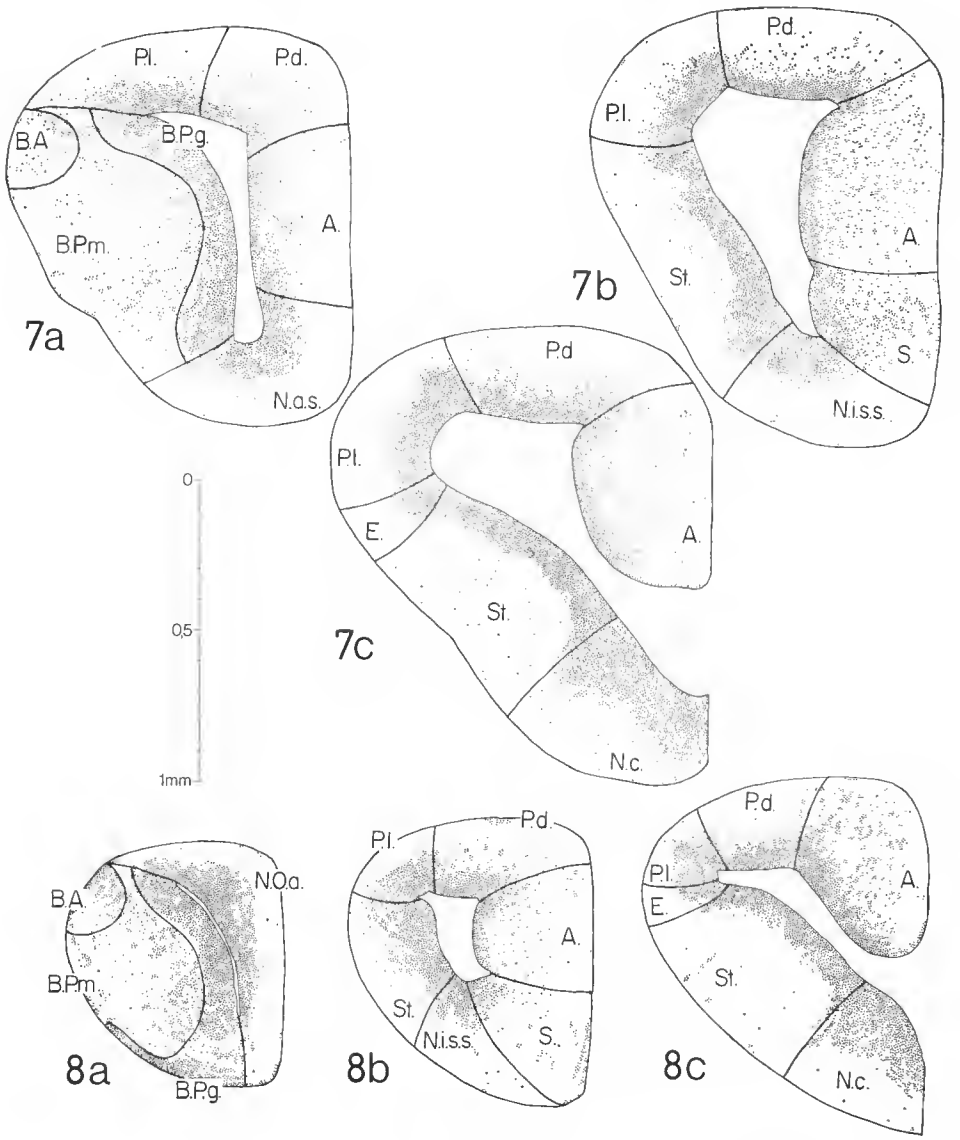


Fig. 4. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche de *Pleurodeles waltl* (7) et *Chioglossa lusitanica* (8).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

= *Pars ventro-lateralis (partim) : Triturus* sp., *Triturus cristatus* et *Triturus vulgaris*; Benedetti (1928).

= *Prominentia ventralis : Necturus maculosus* ; Röthig (1911).

= *Prominentia ventralis (partim) + nucleus septi +* bed nuclei : *Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

= *Prominentia ventralis (partim) + prominentia medialis (partim) : Hynobius* sp. ; Röthig (1912).

= Prominenza ventro-laterale *(partim) : Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).

= Septum : *Triturus* sp. ; Söderberg (1922).

= Striatum : *Triturus vulgaris* ; Homeyer (1951).

f — *Le noyau inter-striato-septal*

= *Nucleus accumbens : Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).

= *Nucleus basalis (partim) : Ambystoma mexicanum* ; Kuhlenbeck (1921).

= *Pars ventro-lateralis (partim) : Triturus* sp. et *Triturus vulgaris* ; Benedetti (1928).

= *Prominentia ventralis : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912), *id. (partim)* — *Proteus anguinus* ; Kreth (1931).

= *Prominentia ventralis + nucleus accumbens septi + nucleus caudatus : Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

= *Prominentia ventralis (partim) + nucleus lateralis septi (partim) : Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

= *Prominentia ventralis + prominentia medialis : Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).

= Septal parts : *Triturus* sp. ; Söderberg (1922).

= Septum : *Triturus vulgaris* ; Rudebeck (1945).

4. **Le striatum**

= *Area striati : Proteus anguinus* ; Kreth (1931).

= *Cellulae laterales ventriculi (partim) : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912) — *Hynobius* sp. ; Röthig (1912).

= *Corpora striata : Plethodon glutinosus* ; Dodds (1907).

= *Corpus striatum : Triturus vulgaris* ; Studnicka (1895) — *Ambystoma maculatum* ; Piatt (1951) — nombreuses espèces [1] ; Wächtler (1966) — *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).

= *Corpus striatum pars dorsalis* et *ventralis + nucleus amydalae +* (?) *nucleus amygdalae dorso-lateralis : Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

= *Corpus striatum + nucleus olfactorius anterior ventrolateralis + prominentia ventrolateralis : Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

= Épistriatum : *Triturus vulgaris* ; Benedetti (1933) ; Homeyer (1951).

= Épistriatum + *nucleus basalis (partim) : Ambystoma mexicanum* ; Kuhlenbeck (1921).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

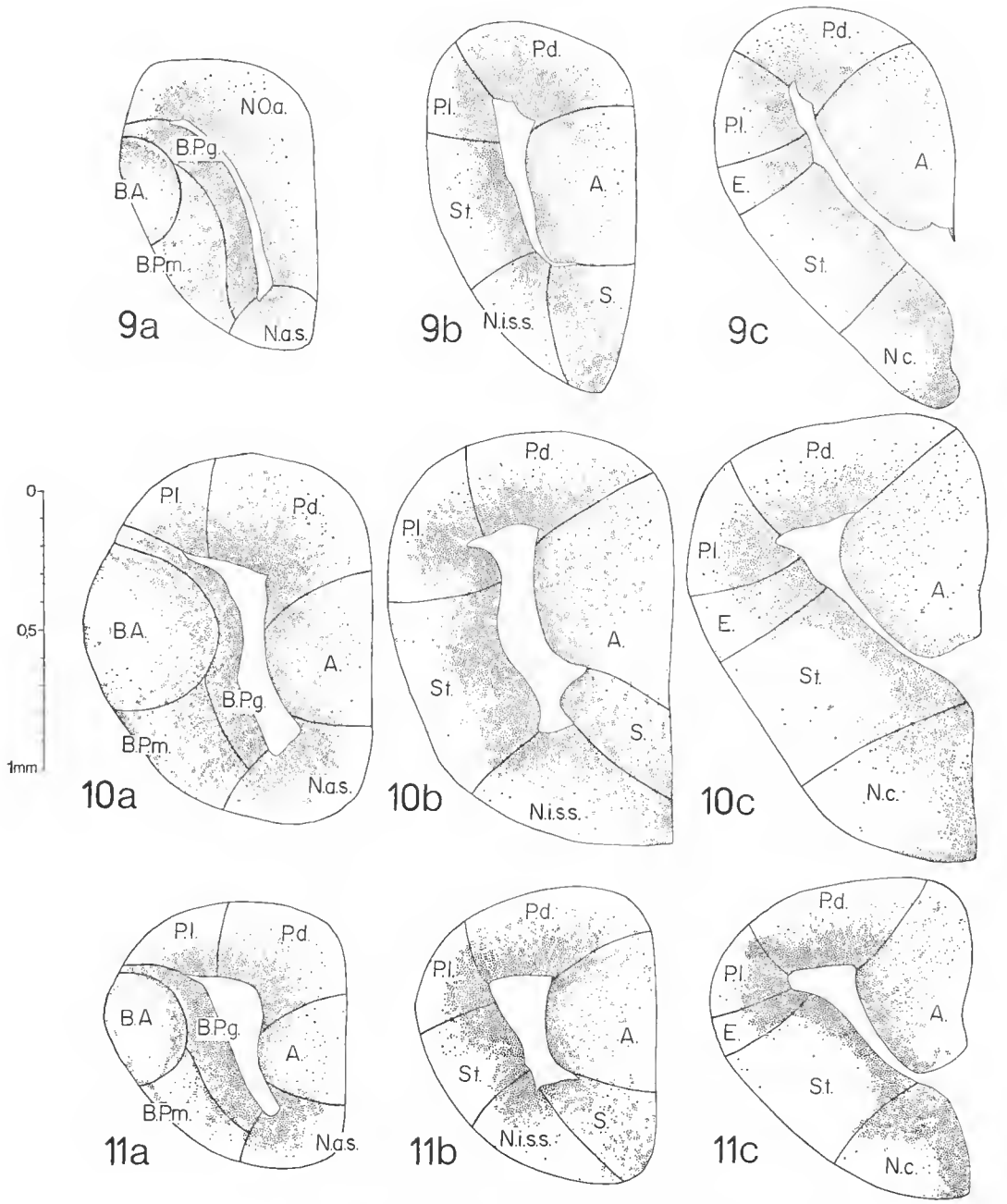


Fig. 5. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche d'*Aneides lugubris* (9), d'*Ensatina eschscholtzii xanthoptica* (10) et de *Plethodon glutinosus* (11).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

= *Nucleus basalis : Triturus vulgaris* ; Kuhlenbeck (1921).
= *Prominentia ventralis (partim) : Proteus anguinus* ; Kreth (1931).
= Prominenza ventro-laterale *(partim)* + *regio epistriata : Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).
= Striatum : *Proteus anguinus* ; Hirsch-Tabor (1908) — *Ambystoma mexicunum* ; Bindewald (1914).
= *Tuberculum olfactorium : Triturus* sp. ; Söderberg (1922) — *Triturus vulgaris* ; Rudebeck (1945).

5. **L'épistriatum**

Proteus anguinus ; Hirsch-Tabor (1908) — *Triturus vulgaris* ; Kuhlenbeck (1921).
= *Area lateralis pallii : Triturus vulgaris* ; Homeyer (1951).
= Lateral cellular prominenee : *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).
= *Nucleus amygdalae : Proteus anguinus* ; Kreth (1931).
= *Nucleus amygdalae (partim)* + *prominentia lateralis : Necturus maculosus.*
= *Nucleus amygdalae dorso-lateralis (partim) : Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
(?) = *Nucleus postolfactorius lateralis : Triturus vulgaris* ; Kuhlenbeck (1921).
= *Prominentia dorso-lateralis : Triturus cristatus* et *Triturus vulgaris* ; Benedetti (1928).
= *Prominentia lateralis : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912) — *Hynobius* sp. ; Röthig (1912), *id. (partim)* — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914).
= *Regio curva : Triturus* sp. ; Söderberg (1922).

6. **Le pallium** (s. l.)

a — *Le pallium dorsal*

= *Area dorsalis pallii : Triturus vulgaris* et *Ambystoma mexicanum* ; Kuhlenbeck (1921) — *Triturus vulgaris* ; Homeyer (1951).
= *Cellulae dorsales ventriculi (partim) : Notophthalmus viridescens* et *Hynobius* sp. ; Röthig (1912).
= Dorsal pallial area : *Ambystoma maculatum* ; Piatt (1951).
= Dorsal pallium : *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).
= *Formatio pallialis : Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).
= Pallium : *Triturus* sp. ; Söderberg (1922).
= *Primordium pallii dorsalis* : nombreuses espèces [1] ; Wächtler (1966).
= *Primordium pallii dorsalis* + *nucleus olfactorius anterior dorsalis : Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= *Primordium pallii dorsalis* + *prominentia dorso-medialis : Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

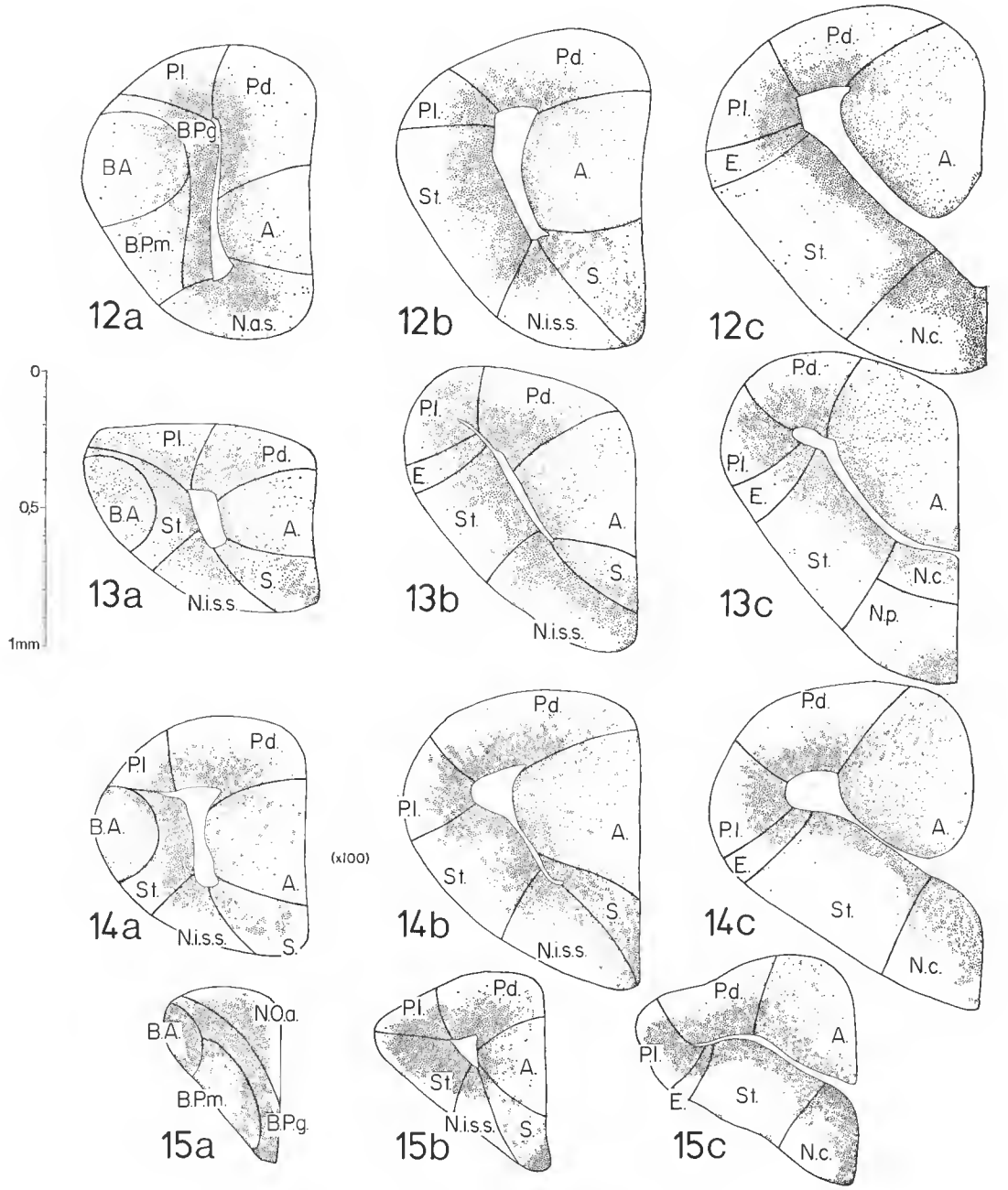


Fig. 6. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche de *Desmognathus quadramaculatus* (12), de *Bolitoglossa altamazonica* (13), d'*Eurycea longicauda* (14) et de *Batrachoseps attenuatus* (15).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; N.p. : noyau préoptique ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

b — *Le pallium latéral*

= *Area lateralis pallii : Triturus vulgaris* ; Kuhlenbeck (1921) ; Homeyer (1951), *id. (partim)*.

= *Cellulae dorsales ventriculi (partim) : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912).

= Lateral pallium : *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).

= *Nucleus olfactorius lateralis : Triturus* sp. ; Söderberg (1922) — *Triturus vulgaris* ; Rudebeck (1945).

= *Pars dorsalis : Triturus cristatus* ; Benedetti (1928).

= *Primordium piriforme* : nombreuses espèces [1], Wächtler (1966).

= *Primordium piriforme + prominentia dorsolateralis + nucleus olfactorius anterior dorsalis : Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

= *Primordium piriforme + prominentia lateralis + nucleus olfactorius anterior dorsolateralis : Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

= *Prominentia lateralis : Hynobius* sp. ; Röthig (1912), *id. (partim)* — *Proteus anguinus* ; Kreth (1931).

c — *L'archipallium*

= Ammon's horn : *Plethodon glutinosus* ; Dodds (1907).

= *Area medialis pallii : Ambystoma mexicanum* ; Kuhlenbeck (1921) — *Triturus vulgaris* ; Homeyer (1951).

= Callosal eminence : *Desmognathus fuscus* ; Fish (1895).

= *Cellulae mediales ventriculi : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912).

= Medial pallium : *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).

= Pallium : *Triturus vulgaris* ; Studnicka (1895).

= *Primordium hippocampi : Proteus anguinus* ; Hirsch-Tabor (1908) ; Kreth (1931) ; Benedetti (1933), *id. (partim)* — *Ambystoma* sp. ; Burr (1920) — *Ambystoma maculatum* ; Piatt (1951) — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914) ; Kuhlenbeck (1921) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948) — *Hynobius* sp. ; Röthig (1912) — *Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911) — *Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912) — *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928) — nombreuses espèces [1], Wächtler (1966).

= Septum *(partim) : Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).

7. L'amygdale

= *Amygdala : Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).

= *Nucleus amygdalae : Triturus* sp. ; Benedetti (1928) — *Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; Herbick (1948), *id. (partim)*.

= Strio-amygdaloid-complex *(massa cellularis reuniens) : Triturus* sp. ; Rudebeck (1945).

= Zellstrang : *Ambystoma mexicanum* ; Kuhlenbeck (1921).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

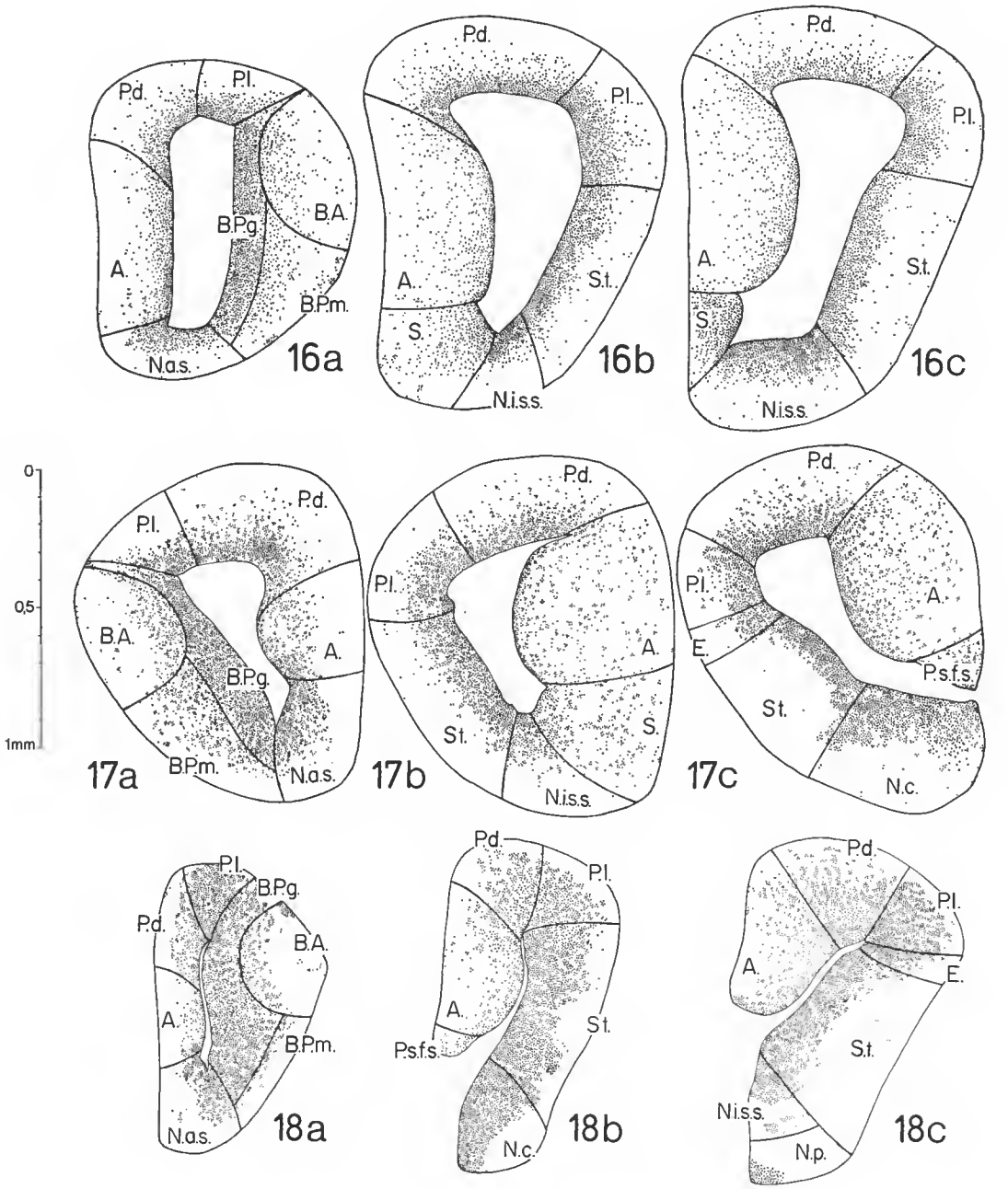


Fig. 7. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral droit de *Dicamptodon ensatus* (16), *Rhyacotriton olympicus* (18) et de l'hémisphère cérébral gauche d'*Ambystoma texanum* (17). A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.p. : noyau préoptique ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; P.s.f.s. : *pars supra-foraminalis-septi* ; S. : septum ; St. : striatum.

8. **Le noyau préoptique** [1]

= *Nucleus praeopticus : Triturus vulgaris* ; Kuhlenbeck (1921) — *Triturus* sp. ; Benedetti (1928) — *Proteus anguinus* ; Kreth (1931).
= *Nucleus preopticus : Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= *Nucleus preopticus anterior : Necturus maculosus* ; Herrick (1933).
= *Nucleus praeopticus recessi : Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).
= Preoptic nucleus : *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).

9. **Divers : commissures, ventricules et sillons**

a — *Les commissures*

— La commissure antérieure ou paléopalliée
= Anterior commissure : *Amphiuma tridactylum* ; Osborn (1883) — Amphibiens ; Osborn (1886) — *Plethodon glutinosus* ; Dodds (1907) — *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).
= Commessura anteriore : *Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).
= Lower bundle : Amphibiens ; Osborn (1886).
= *Praecommissura : Amphiuma tridactylum* ; Osborn (1883).

— La commissure archipalliée
= *Commissura hippocampi : Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911) — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914) — *Proteus anguinus* ; Benedetti (1933) — *Necturus maculosus* ; Herrick (1933).
= *Corpus callosum* : Amphibiens ; Osborn (1886) — *Plethodon glutinosus* ; Dodds (1907).
= Dorsal commissure : *Necturus* sp. ; Kingsbury (1895).
= Hippocampal commissure : *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).
= Pallial commisure : *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).
= Upper bundle : Amphibiens ; Osborn (1886).

b — *Les ventricules*

— Le ventricule latéral
= Cavité du ventricule : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. Cajal (1911).
= Lateral ventriele : *Plethodon glutinosus* ; Dodds (1907).
= Lateral ventriele (ou *parocoele*) + *rhinocoele : Necturus* sp. ; Kingsbury (1895).
= Procoelia : *Amphiuma tridactylum* ; Osborn (1883).
= Ventricolo laterale + ventricolo comune : *Proteus anguinus* ; Benedetti (1933).
= *Ventriculus lateralis : Triturus vulgaris* ; Studnicka (1895) — *Hynobius* sp. et

1. Cette structure est diencéphalique.

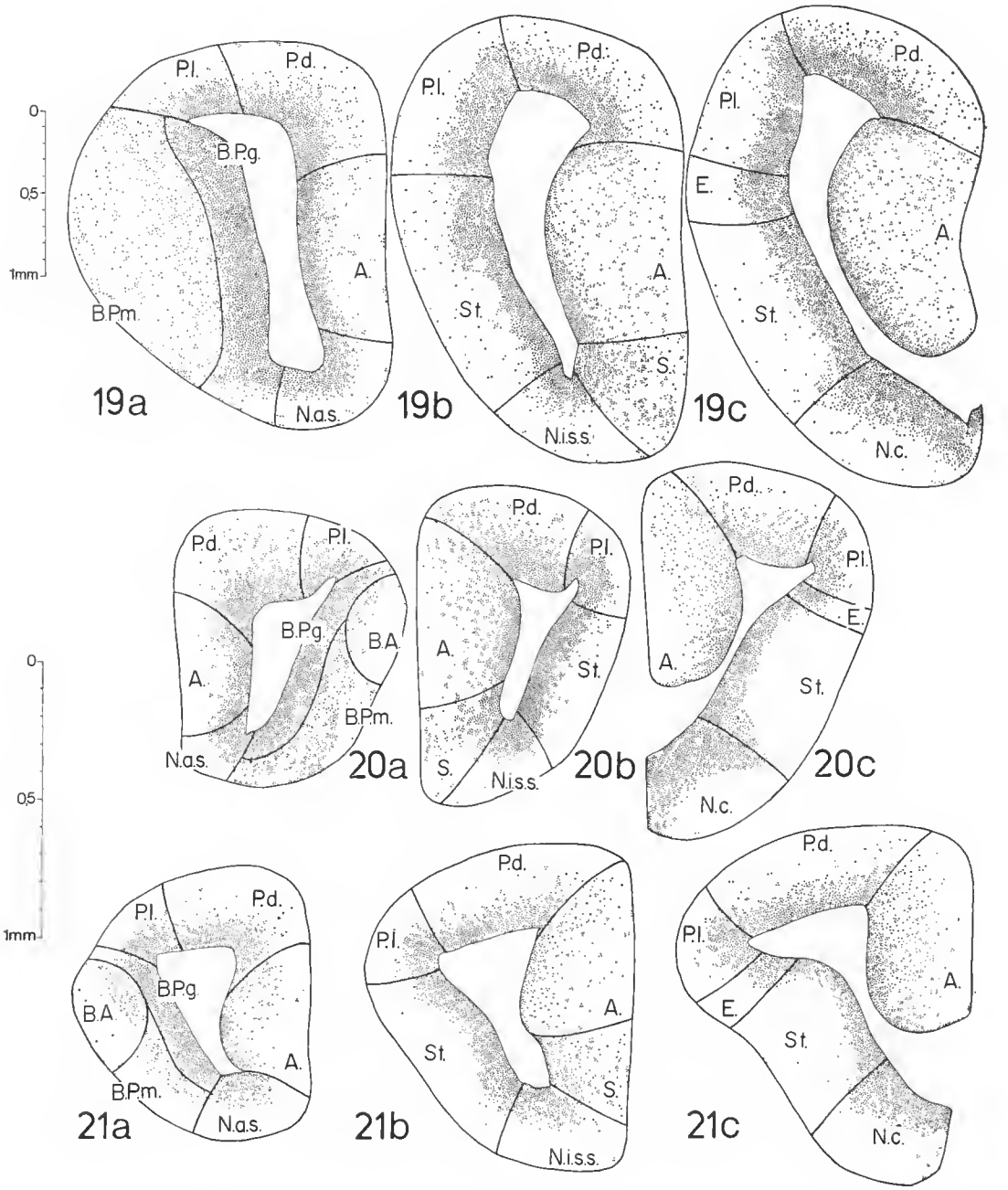


Fig. 8. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche d'*Amphiuma tridactylum* (19), *Hynobius naevius* (21) et de l'hémisphère cérébral droit d'*Onychodactylus japonicus* (20).
A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

Notophthalmus viridescens ; Röthig (1912) — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

= *Ventriculus lateralis* + *ventriculus bulbi olfactorius : Proteus anguinus* ; Kreth (1931).

= *Ventriculus lateralis* + *ventriculus communis : Triturus cristatus* et *Triturus vulgaris* ; Benedetti (1928).

— Le foramen de Monrö

= Foramen Monroï : *Triturus vulgaris* ; Benedetti (1928).

= Interventricular foramen : *Plethodon glutinosus* ; Dodds (1907) — *Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911) — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914) — *Ambystoma tigrinum* ; Kokoros et Northcutt (1977).

= *Porta* ou foramen of Monro : *Necturus* sp. ; Kingsbury (1895).

— Le recessus préoptique [1]

= Preoptic recess : *Plethodon glutinosus* ; Dodds (1907).

= *Recessus praeopticus : Triturus vulgaris* ; Kuhlenbeck (1921).

= *Recessus preopticus : Necturus* sp. ; Mc Kibben (1911).

c — *Les sillons*

— Le *sulcus limitans medialis*

= *Fissura limitans hippocampi : Proteus anguinus* ; Kreth (1931).

= *Sulcus limitans hippocampi : Notophthalmus viridescens* ; Röthig (1912) — *Ambystoma mexicanum* ; Bindewald (1914) — *Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928), *id. (partim)* — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948) — nombreuses espèces [2] ; Wächtler (1966).

— L'angle dorsal

= *Sulcus limitans hippocampi : Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928), (*partim*).

— Le *sulcus rhinalis : Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

— Le *sulcus endorhinalis : Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; Benedetti (1928) — *Proteus anguinus* ; Benedetti (1933) — *Necturus maculosus* ; Herrick (1933).

— L'angle ventral

= *Angulus ventralis : Necturus maculosus* ; Herrick (1933) — *Triturus vulgaris* ; Rudebeck (1945) — *Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

— Le *sulcus septi*

= *Sulcus limitans septi : Ambystoma tigrinum* ; Herrick (1948).

1. Structure du diencéphale.
2. Voir la note infrapaginale de la p. 709.

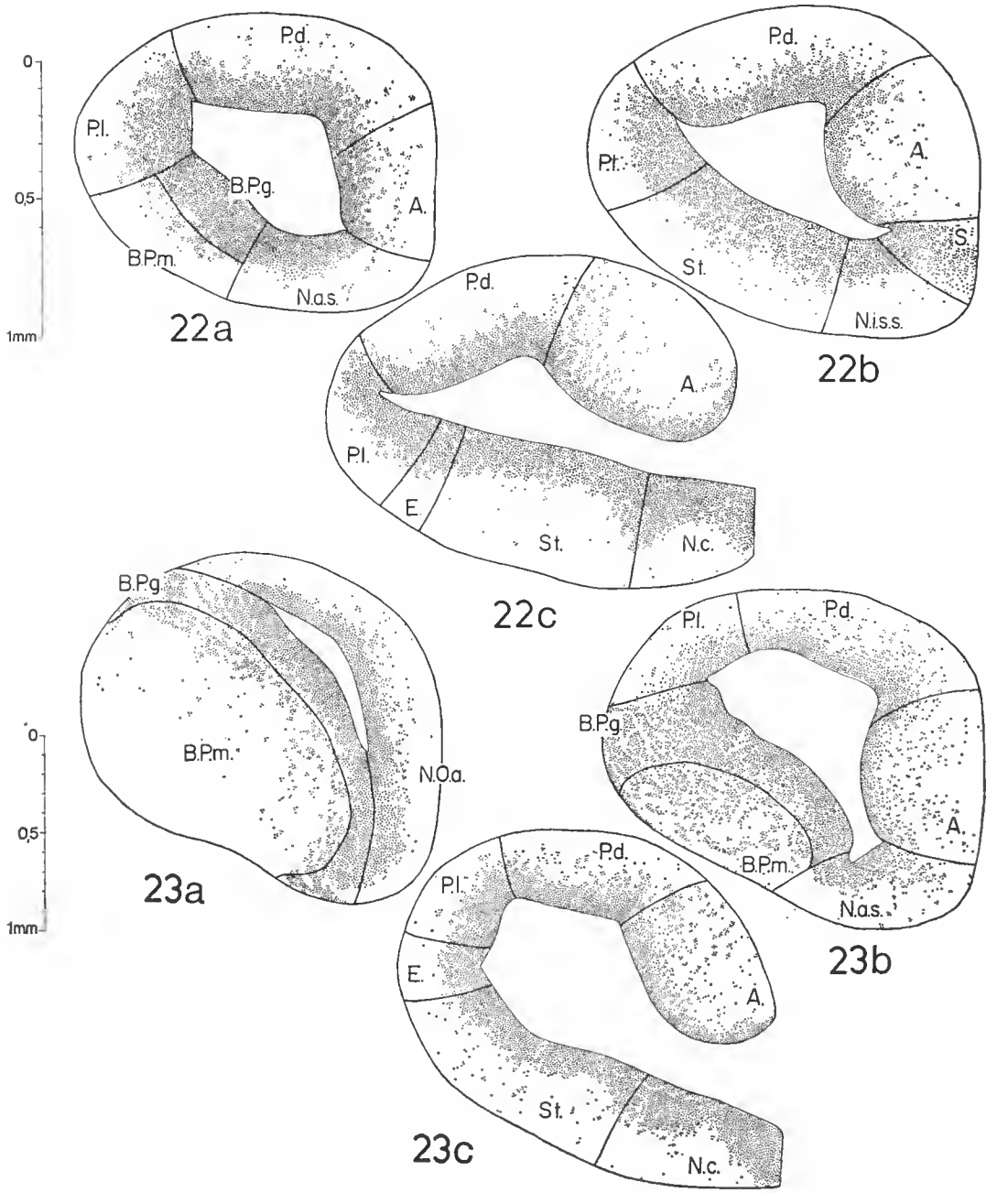


Fig. 9. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche de *Proteus anguinus* (22) et de *Necturus maculosus* (23).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

II. ÉTUDE VOLUMÉTRIQUE INTERSPÉCIFIQUE DES RÉGIONS TÉLENCÉPHALIQUES

A. — Signification phylogénétique du taux d'allométrie des relations interspécifiques somato-télencéphaliques (Tabl. I)

Le tableau I fournit les caractéristiques statistiques des relations somato-télencéphaliques pour divers taxons : O. Urodèles (n = 43) ; S/s O. Salamandroidea (n = 23) ; F. Salamandridae (n = 20) ; G. *Triturus* (n = 7) ; S/s O. Ambystomatoidea (n = 18) ; F. Plethodontidae (n = 14) ; G. *Plethodon* (n = 4) et F. Ambystomatidae (n = 4). Pour la relation bulbe olfactif accessoire/Ps [1], l'effectif des espèces étudiées n'est que de n = 41 pour les Urodèles et n = 23 pour les Salamandroidea car il n'y a pas de bulbe olfactif accessoire chez les Proteidae. Les allométries sont calculées pour une sécurité de 95 % (au minimum) ; quand cette sécurité n'est pas atteinte, elles figurent en chiffres gras (tabl. I).

Chacun des 8 taxons a une allométrie globale télencéphale/Ps qui sert de référence pour la comparaison des allométries partielles. Les structures télencéphaliques progressives (phylogénétiquement) ont une allométrie supérieure à l'allométrie de référence ; dans le cas contraire, la structure a une transformation phylogénétique dite régressive.

Chez les Urodèles, la région olfactive est progressive quel que soit le regroupement taxonomique. L'analyse détaillée des structures de l'aire olfactive confirme ce résultat à 90 % (43 cas favorables sur 48). Le bulbe olfactif accessoire est une structure progressive sauf chez les Ambystomatidae et le genre *Plethodon*. Le bulbe olfactif principal (s. l.) est une structure progressive dans 94 % des cas étudiés (30 cas favorables sur 32). La partie caudale du bulbe olfactif principal est plus progressive que sa partie rostrale chez les Urodèles, les Salamandroidea, les Salamandridae, les Plethodontidae et le genre *Plethodon*. Ce schéma est inversé chez les Ambystomatidae. Dans la région rostrale du bulbe olfactif principal, la couche des grains est plus progressive que la couche des noyaux mitraux ; dans la région caudale, ce schéma est inversé. De telles oppositions, à l'intérieur de la structure olfactive principale, justifient, a posteriori, la nature de son découpage anatomique (cf. Thireau, 1975 *c*).

Le *nucleus olfactorius anterior* est une structure très progressive dans tous les taxons étudiés, sauf chez les Salamandridae. Au sein de la région olfactive, les structures les plus progressives sont la couche mitrale du bulbe olfactif principal caudal et le *nucleus olfactorius anterior*.

La région palliée ne peut guère se définir par une tendance générale, sauf par sa relative stabilité ; en effet les résultats sont peu tranchés, quel que soit le taxon étudié. En revanche, le paléopallium (pallium dorsal + pallium latéral) est progressif et s'oppose à l'épistriatum mais, surtout, à l'archipallium. Ce dernier, dont l'ancienneté phylogénétique est forte, est régressif dans tous les taxons, tandis que le pallium dorsal est toujours progressif.

1. Ps ou poids somatique.

Tableau I. — Caractéristiques statistiques des relations liant le poids du télencéphale ou de ses structures, au poids somatique.

	Caudata		Salamandroidea		Salamandridae		*Triturus*		Ambystomatoidea		Plethodontidae		*Plethodon*		Ambystomatidae	
Télencéphale/Ps	0,545	0,946	0,514	0,978	0,577	0,957	0,676	0,963	0,598	0,886	0,818	0,813	0,725	0,956	0,464	0,987
Aire Olfactive/Ps	0,610	0,946	0,564	0,966	0,623	0,933	0,693	0,962	0,669	0,907	0,886	0,847	**0,978**	0,855	0,506	0,986
Bulbe O.A./Ps	0,622	0,674	0,546	0,797	0,706	0,714	1,122	0,967	0,713	0,828	0,950	0,765	**0,670**	0,928	**0,429**	0,869
Grains B.O.P.R./Ps	0,591	0,855	0,569	0,853	0,669	0,686	**0,798**	0,742	0,680	0,864	0,887	0,728	**0,809**	0,941	0,566	0,976
Mitr. B.O.P.R./Ps	0,572	0,845	0,513	0,807	0,610	0,578	0,652	0,834	0,704	0,906	0,881	0,803	**0,911**	0,762	0,546	0,996
Grains B.O.P.C./Ps	0,660	0,930	0,604	0,948	0,687	0,907	0,729	0,929	0,677	0,898	0,924	0,844	**1,158**	0,876	0,514	0,987
Mitr. B.O.P.C./Ps	0,765	0,897	0,664	0,944	0,807	0,929	0,716	0,960	0,759	0,840	1,112	0,807	**1,185**	0,903	**0,491**	0,945
N.O.A./Ps	0,650	0,894	0,616	0,961	0,567	0,906	0,814	0,888	0,735	0,808	1,033	0,752	**0,945**	0,688	0,652	0,900
Aire palliée/Ps	0,539	0,941	0,520	0,975	0,597	0,955	0,707	0,932	0,577	0,870	0,794	0,783	0,670	0,997	0,471	0,986
Archipallium/Ps	0,520	0,929	0,511	0,977	0,564	0,950	0,672	0,933	0,577	0,854	0,814	0,764	0,586	0,979	0,459	0,995
Pallium dorsal/Ps	0,556	0,934	0,526	0,964	0,626	0,944	0,771	0,916	0,602	0,871	0,822	0,784	0,756	0,997	0,511	0,984
Pallium latéral/Ps	0,602	0,919	0,566	0,946	0,688	0,909	0,698	0,921	0,587	0,875	0,787	0,797	0,873	0,997	0,445	0,956
Epistriatum/Ps	0,525	0,840	0,554	0,891	0,634	0,757	0,867	0,889	0,480	0,729	0,668	0,595	**0,295**	0,514	**0,457**	0,905
Subpallium/Ps	0,504	0,930	0,460	0,973	0,522	0,955	0,635	0,989	0,589	0,868	0,824	0,813	**0,699**	0,874	0,435	0,959
Striatum/Ps	0,497	0,913	0,459	0,965	0,511	0,931	0,539	0,961	0,550	0,818	0,791	0,812	**0,684**	0,764	**0,435**	0,845
N.A.S./Ps	0,646	0,889	0,557	0,907	0,696	0,843	0,668	0,794	0,779	0,867	0,994	0,742	**1,091**	0,642	0,510	0,999
Septum/Ps	0,538	0,835	0,480	0,915	0,563	0,840	0,949	0,950	0,695	0,802	0,965	0,651	0,406	0,979	0,603	0,968
N.I.S.S./Ps	0,513	0,873	0,437	0,905	0,591	0,924	0,968	0,990	0,676	0,890	0,838	0,742	**0,417**	0,390	0,592	0,995
N.C./Ps	0,558	0,906	0,494	0,961	0,558	0,929	0,698	0,898	0,659	0,843	0,960	0,853	**1,743**	0,875	**0,435**	0,870
Amygdale/Ps	0,560	0,882	0,486	0,922	0,587	0,873	0,827	0,872	0,690	0,835	1,028	0,833	**1,501**	0,880	0,356	0,965

Dans chaque famille, la première colonne concerne l'axe majeur réduit et la seconde colonne correspond au coefficient de corrélation.

Bulbe O.A. = bulbe olfactif accessoire ; B.O.P.C. = bulbe olfactif principal caudal ; B.O.P.R. = bulbe olfactif principal rostral ; Mitr. = noyaux mitraux ; N.A.S. = noyau antéro-septal ; N.C. = noyau des commissures ; N.I.S.S. = noyau inter-striato-septal ; N.O.A. = *nucleus olfactorius anterior* ; Ps = poids somatique.

Chiffres en caractères gras : sécurité de l'axe majeur réduit inférieure à 95 %.

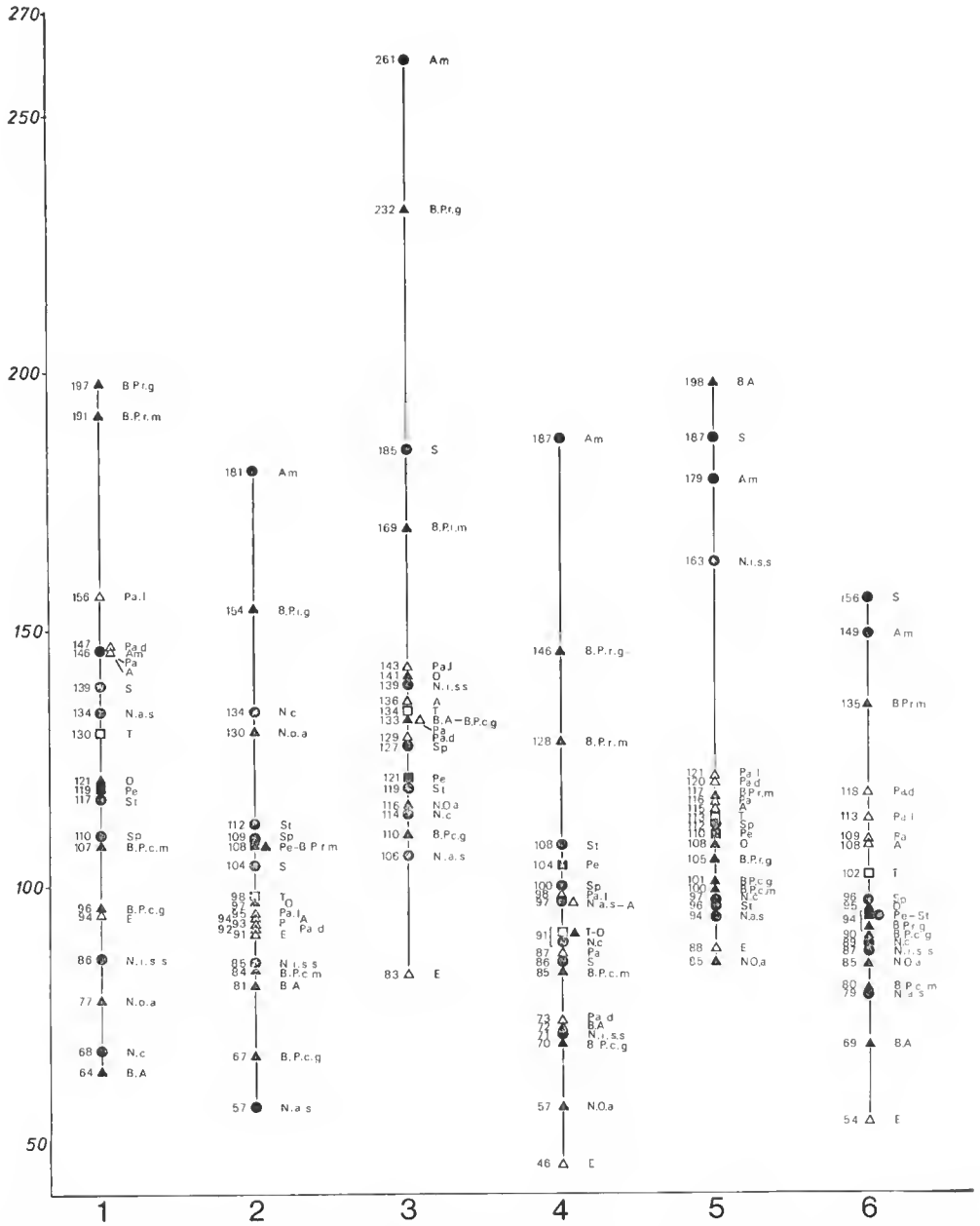


Fig. 10. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Triturus alpestris* (1), *Triturus boscai* (2), *Triturus cristatus* (3), *Triturus helveticus* (4), *Triturus marmoratus* (5) et *Triturus montandoni* (6).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum : N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive : Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

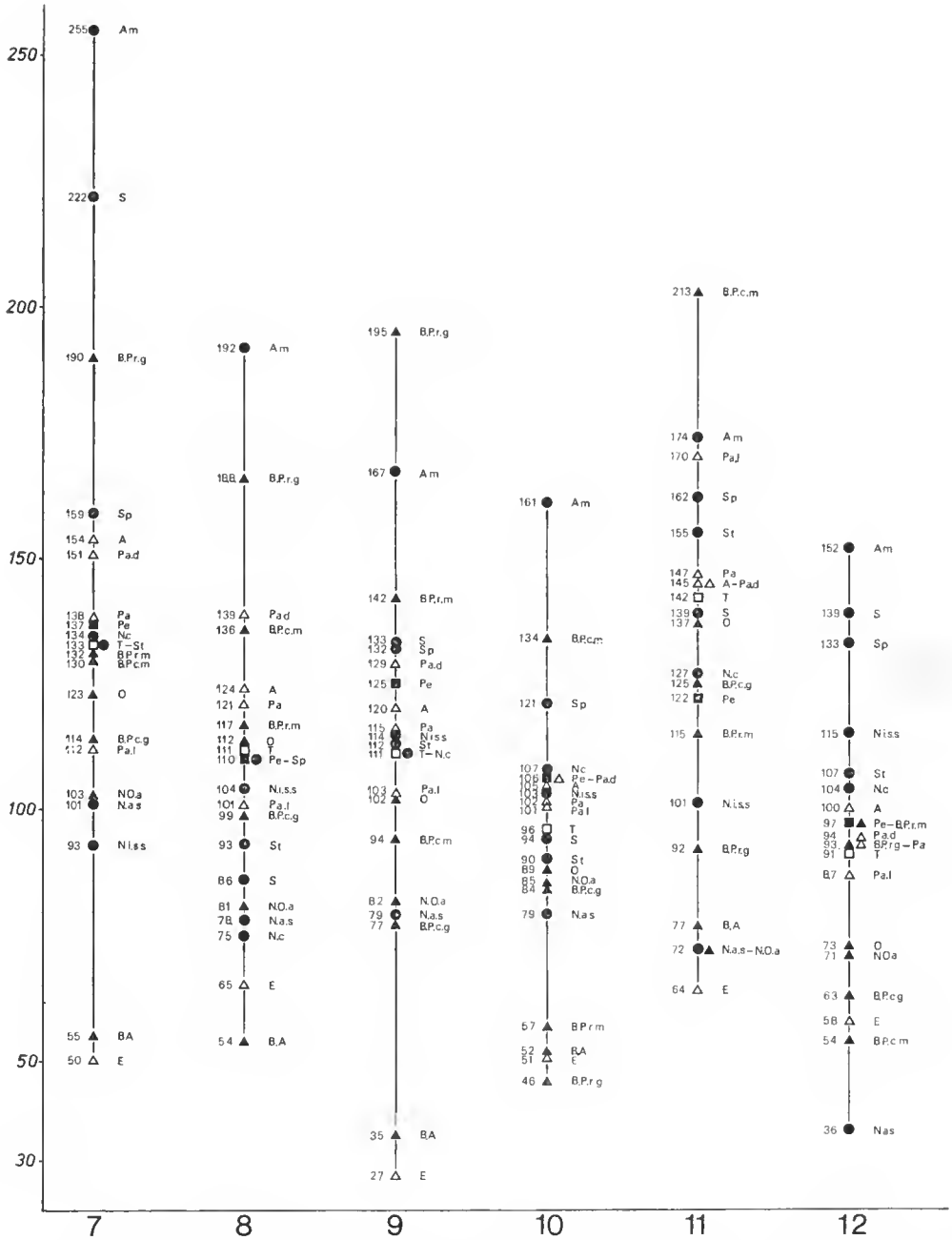


FIG. 11. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Salamandra atra* (7), *Salamandra s. fastuosa* (8), *Salamandra s. terrestris* (9), *Euproctus asper* (10), *Euproctus a. castelmouliensis* (11) et *Euproctus montanus* (12).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

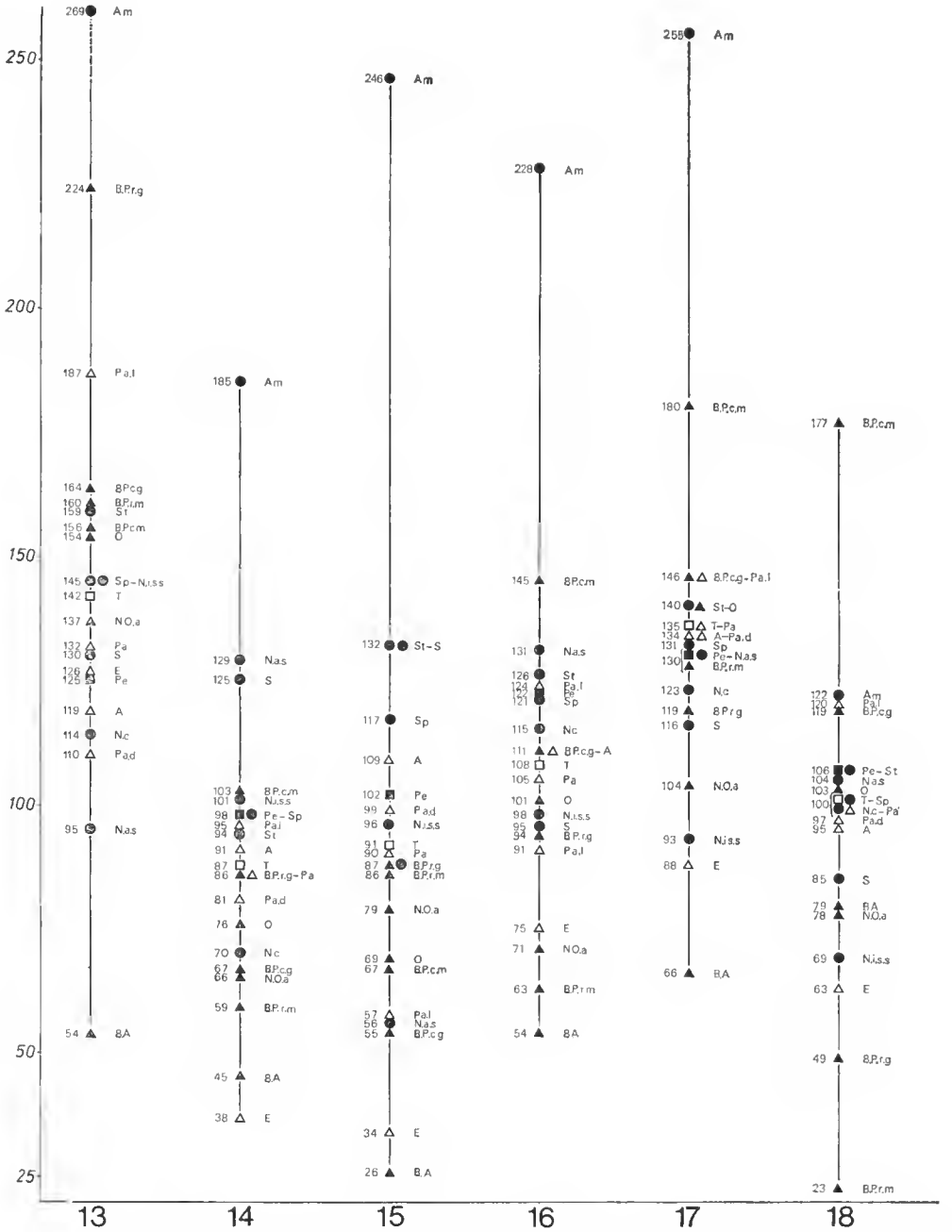


Fig. 12. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Cynops pyrrhogaster* (13), *Pleurodeles waltl* (14), *Salamandrina terdigitata* (15), *Taricha granulosa* (16), *Taricha rivularis* (17) et *Tylototriton verrucosus* (18).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

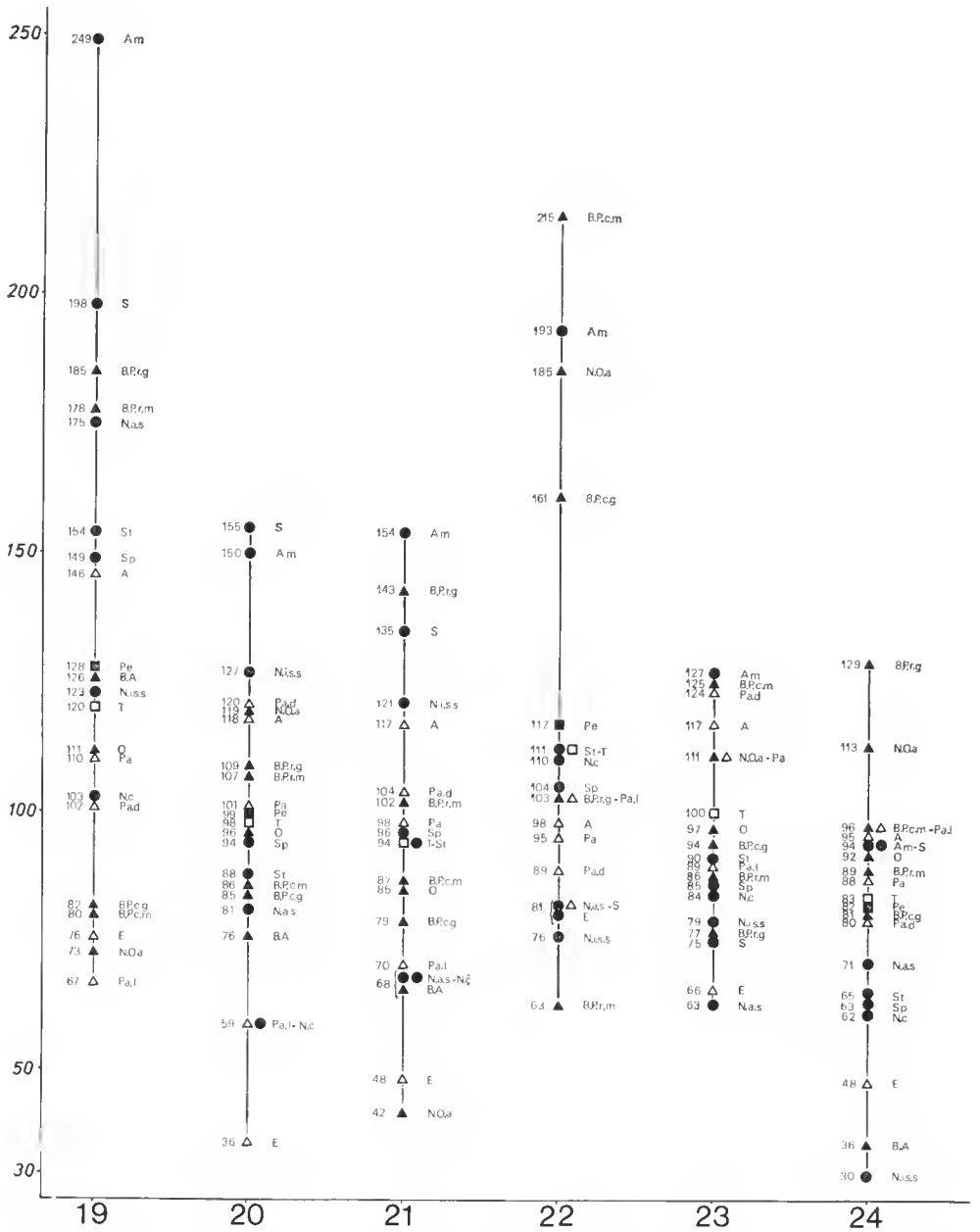


FIG. 13. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Chioglossa lusitanica* (19), d'*Hynobius naevius* (20), d'*Onychodactylus japonicus* (21), de *Necturus maculosus* (22), de *Proteus anguinus* (23) et d'*Amphiuma tridactylum* (24).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

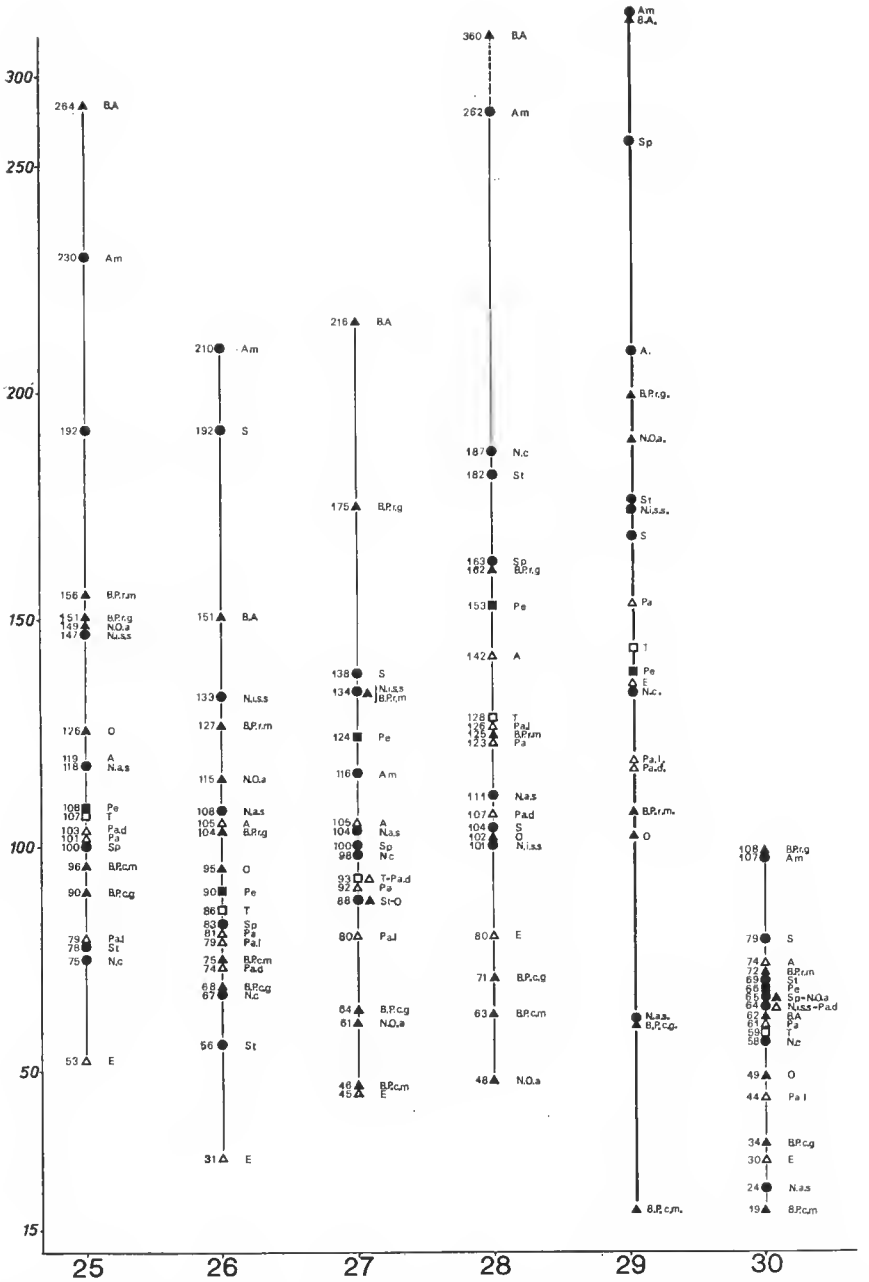


FIG. 14. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques d'*Ambystoma maculatum* (25), d'*Ambystoma texanum* (26), de *Dicamptodon ensatus* (27), de *Rhyacotriton olympicus* (28), d'*Aneides lugubris* (29) et de *Batrachoseps attenuatus* (30).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

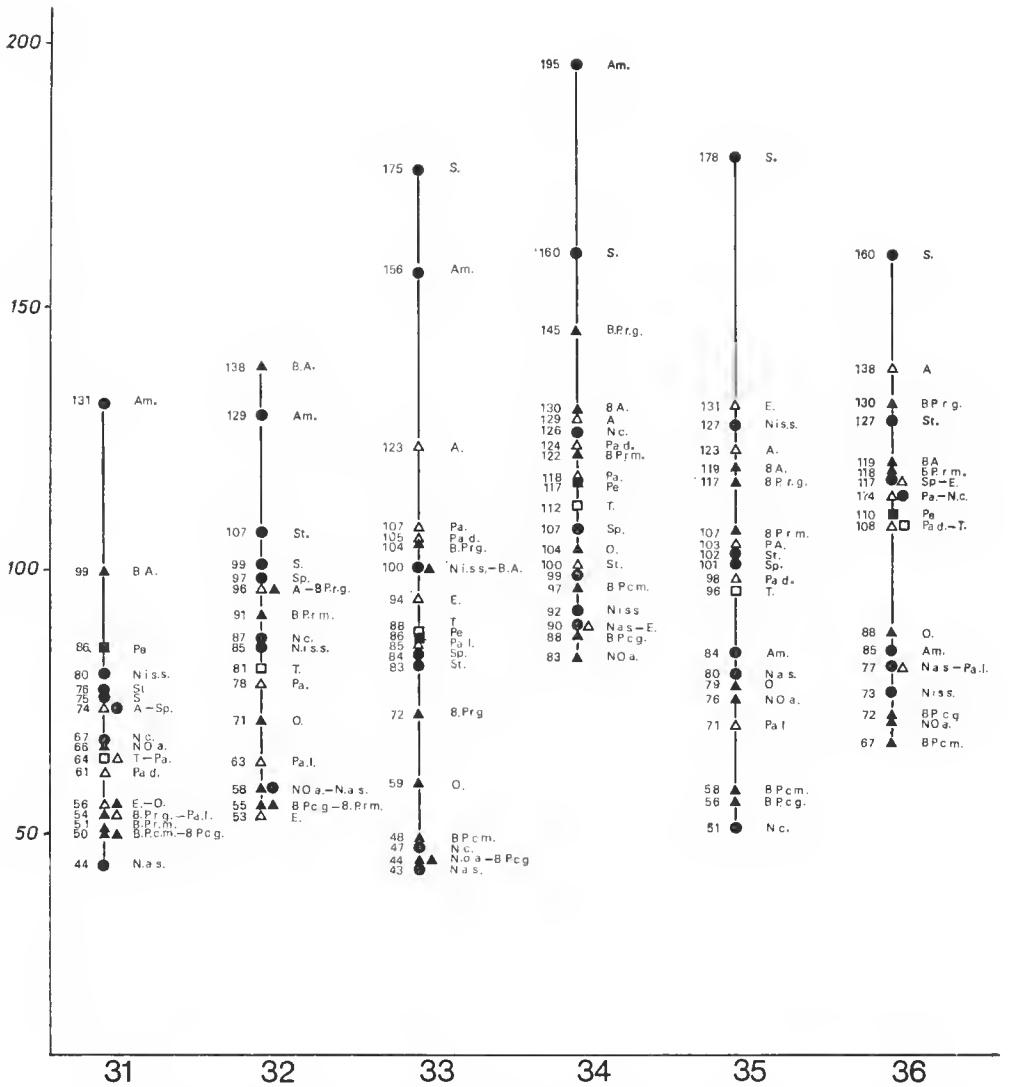


Fig. 15. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Desmognathus monticola* (31), de *Desmognathus quadramaculatus* (32), de *Plethodon cinereus* (33), de *Plethodon glutinosus* (34), de *Plethodon j. shermani* (35) et de *Plethodon richmondi* (36).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

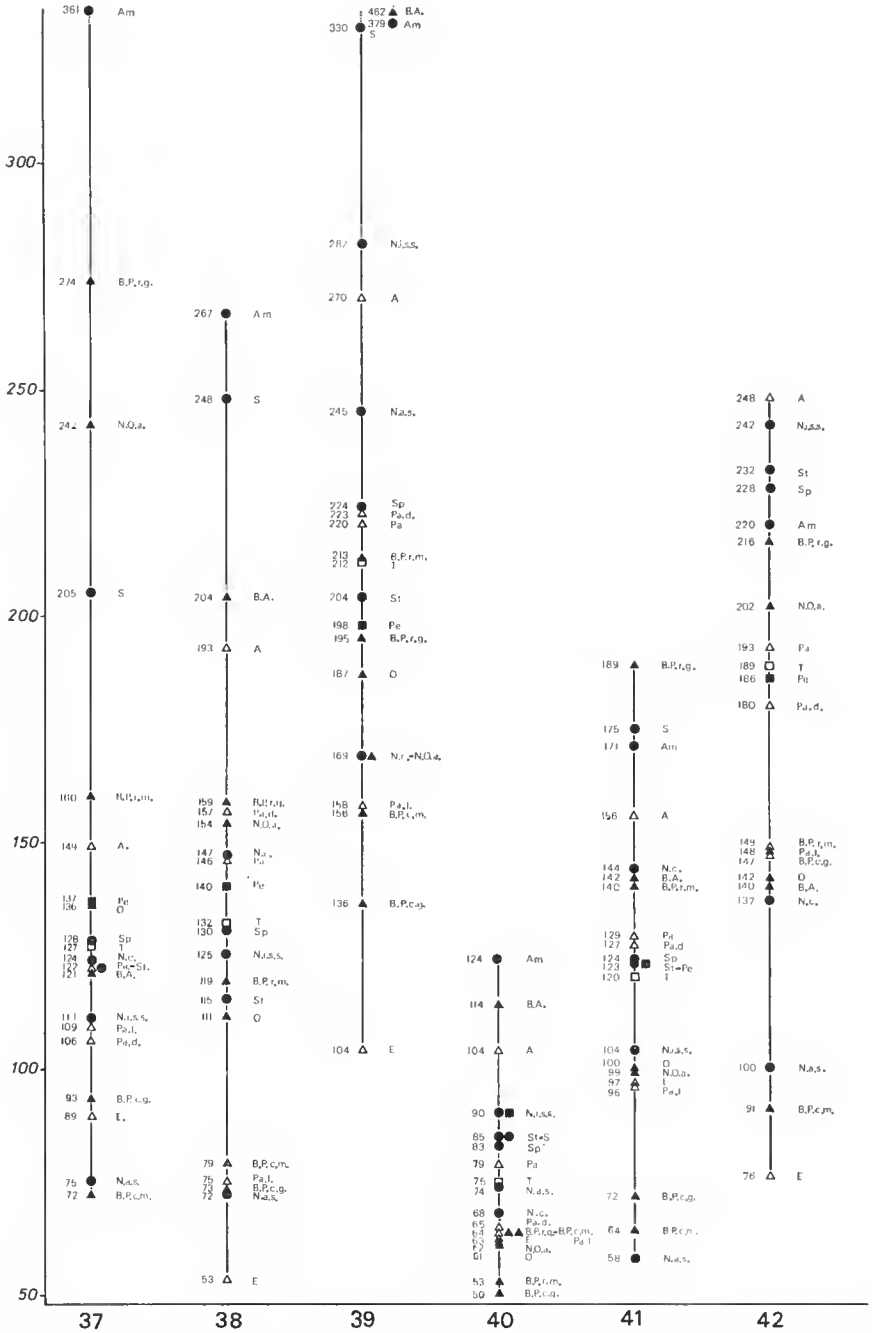


Fig. 16. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Bolitoglossa altamazonica* (37), d'*Ensatina eschscholtzii* (38), d'*Ensatina e. xanthoptica* (39), d'*Eurycea bislineata wilderac* (40), d'*Eurycea longicauda* (41) et d'*Hydromantes italicus gormani* (42).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

La région subpalliée, prise dans son ensemble, est régressive dans tous les taxons ; elle accuse une très faible progression chez les Plethodontidae. Le striatum est particulièrement régressif, tandis que le noyau antéro-septal est franchement progressif. Les autres structures subpalliées apparaissent tantôt comme progressives, tantôt comme régressives, en fonction du taxon étudié. Chez les Ambystomatoidea, les Plethodontidae et les *Triturus*, l'ensemble septum, noyau inter-striato-septal, noyau des commissures et amygdale est progressif.

B. — Étude des indices de dispersion (volumétriques) des structures télencéphaliques

Ces indices ont été calculés en prenant pour allométrie de référence la valeur AMR = 0,52 et, pour espèce de référence, *Triturus vulgaris* (cf. Chap. Méthode). Les résultats sont

Tableau II. — Indice de dispersion moyen du volume des structures télencéphaliques pour quelques taxons d'Urodèles *.

	A **	B	C	D	E	F	G	H
Télencéphale	110,02	109,96	111,75	109,71	111,67	114,00	101,00	103 50
	28,64	18,26	18,42	16,60	39,61	44,11	11,02	18,52
Aire olfactive	102,42	107,70	107,15	107,57	97,00	95,36	82,50	102,75
	28,58	23,47	23,35	17,79	34,88	38,92	18,77	16,52
Bulbe O.A. ***	117,10	75,33	77,30	102,43	170,83	158,71	117,00	213,25
	86,30	39,78	39,76	48,40	101,04	100,65	12,46	104,27
Grains B.O.P.R.	135,98	128,83	132,70	146,86	146,22	145,71	124,00	148,00
	53,66	54,22	56,67	52,53	55,54	61,73	17,57	30,93
Mitr. B.O.P.R.	113,02	110,65	115,35	135,43	117,00	111,71	104,75	135,50
	40,32	42,32	43,29	33,21	40,80	44,67	22,74	14,20
Grains B.O.P.C.	87,56	99,43	97,55	92,14	73,00	72,93	65,25	73,25
	31,48	29,74	28,31	17,35	29,74	33,55	19,28	11,53
Mitr. B.O.P.C.	97,09	121,00	117,35	96,86	67,72	67,07	67,50	70,00
	45,85	44,19	41,82	17,87	31,08	34,04	21,14	21,02
N.O.A.	99,21	93,96	87,60	92,86	108,00	112,21	68,75	93,25
	44,85	28,79	21,14	24,59	59,69	63,71	17,11	47,15
Aire palliée	112,21	110,96	112,90	112,00	115,22	119,79	110,50	99,25
	30,20	19,46	19,83	21,42	41,62	45,72	6,76	17,82
Archipallium	126,53	115,61	117,45	113,71	141,50	148,29	128,25	117,75
	39,63	19,47	19,92	20,12	54,61	60,05	7,09	17,46

* Pour chaque taxon, la première ligne de chaque région donne l'indice de dispersion volumétrique moyen et la deuxième ligne mentionne l'écart-type correspondant.

** Les taxons étudiés sont exprimés par des lettres (A à H) ; l'effectif des espèces est indiqué entre parenthèses : A (43) = Caudata ; B (23) = Salamandroidea ; C (20) = Salamandridae ; D (7) = *Triturus* ; E (18) = Ambystomatoidea ; F (14) = Plethodontidae ; G (4) = *Plethodon* ; H (4) = Ambystomatidae. L'effectif est plus faible pour le bulbe olfactif accessoire dans deux taxons : Caudata (41) et Salamandroidea (21).

*** Bulbe O.A. = bulbe olfactif accessoire ; B.O.P.C. = bulbe olfactif principal caudal ; B.O.P.R. = bulbe olfactif principal rostral ; N.O.A. = *nucleus olfactorius anterior* ; Mitr. = noyaux mitraux.

donnés dans le tableau III (Thireau, 1977) [1] avec une marge de variation qui a été déterminée dans des articles antérieurs (Thireau ,1975 *d* et *e*). Dans cet article, les indices de dispersion volumétriques des structures télencéphaliques apparaissent sous forme d'illustrations (fig. 10 à 16).

1. Comparaison des structures entre elles, pour un même taxon

Le tableau II fournit l'indice de dispersion moyen des 20 structures (en ligne) pour un ensemble de 8 taxons (en colonnes : A à H). La confrontation de ces moyennes permet de mettre en évidence des différences volumétriques significatives (tabl. III), d'une structure à l'autre, pour un même taxon. Avant de commenter en détail ce tableau, nous donnerons quelques indications sur l'intégration encéphalique.

Sur un plan fonctionnel, il est classique d'admettre, dans ce type de recherche, que la structure la plus développée présente la capacité fonctionnelle la plus forte. Un tel mode de raisonnement doit être nuancé, en effet :

— Les structures télencéphaliques étudiées sont des ensembles « élémentaires » isolés par l'histologie (cf. Thireau, 1975 *c*). Ces structures intègrent probablement tout un ensemble de fonctions dont l'une peut dominer comme c'est le cas dans les « centres » primaires.

— Le développement d'une structure pourrait s'accompagner de la recherche du diamètre et de la densité des caryons (Bauchot, 1963).

— L'étude qualitative et quantitative des arborisations dendritiques, en microscopie photonique et électronique, serait un complément utile.

Quoi qu'il en soit, la détermination (même fine) du volume d'une structure anatomique renseigne sur sa capacité de fonctionnement qui correspond probablement à son niveau de fonctionnement [2]. Ces quelques remarques, de même que le peu d'informations portant sur les « fonctions » des noyaux télencéphaliques des Urodèles, nous invitent à une relative prudence.

En ce qui concerne l'étude détaillée du télencéphale des Urodèles, les interprétations fonctionnelles se trouvent simplifiées par la dominance de l'olfaction à bien des niveaux structuraux.

L'organisation des tractus télencéphaliques des Urodèles a été clairement résumée par Nieuwenhuys (1967). Le bulbe olfactif principal envoie une majorité de fibres vers le *nucleus olfactorius anterior*, le reste des fibres gagnant des régions télencéphaliques plus postérieures. Ce second contingent fibreux comprend un tractus olfactif latéral important et un ensemble moins bien défini de tractus olfactifs dorsal, médial et ventral. Au tractus olfactif dorsal latéral se joint le *fasciculus postolfactorius* ; cet ensemble fibreux se distribue principalement dans le pallium latéral. Le tractus olfactif ventro-latéral est bien plus petit et se termine dans la partie rostrale du striatum. Le tractus olfactif dorsal gagne

1. Le tableau V (Thireau, 1977) rassemble les données brutes des volumes des régions télencéphaliques.

2. En effet, une structure qui ne fonctionne pas régresse sans toutefois disparaître car l'encéphale est conservateur.

Tableau. III. — Comparaisons entre les moyennes des indices de dispersion (Id) du volume des régions téleneéphaliques pour huit taxons.

	Caudata	Salamandroidea	Salamandridae	*Triturus*	Ambystomatoidea	Plethodontidae	*Plethodon*	Ambystomatidae
Télencéphale/aire olfactive	1,23 NS	0,36 NS	0,69 NS	0,23 NS	1,18 NS	1,19 NS	1,70 80%	0,06 NS
Télencéphale/aire palliée	— 0,35 NS	— 0,18 NS	— 0,19 NS	0,22 NS	— 0,26 NS	— 0,34 NS	— 1,47 NS	0,33 NS
Télencéphale/subpallium	— 0,58 NS	— 0,11 NS	— 0,50 NS	0,27 NS	— 0,60 NS	— 0,50 NS	— 0,14 NS	— 0,40 NS
Aire olfactive/bulbe O.A.	— 1,04 NS	3,25 99%	2,90 999‰	0,26 NS	— 2,93 99%	— 2,20 95%	— 3,06 95%	— 2,09 90%
Aire olfactive/grains B.O.P.R.	— 3,62 999‰	— 1,72 90%	— 1,86 90%	— 1,87 90%	— 3,18 99%	— 2,58 95%	— 3,23 95%	— 2,58 90%
Aire olfactive/Mitr. B.O.P.R.	— 1,40 80%	— 0,29 NS	— 0,75 NS	— 1,96 90%	— 1,58 80%	— 1,03 NS	— 1,51 80%	— 3,01 95%
Aire olfactive/grains B.O.P.C.	2,29 95%	1,05 NS	1,17 NS	1,64 80%	2,22 95%	1,63 80%	1,28 NS	2,93 95%
Aire olfactive/Mitr. B.O.P.C.	0,65 NS	— 1,28 NS	— 0,95 NS	1,12 NS	2,66 98%	2,05 90%	1,06 NS	2,45 90%
Aire olfactive/N.O.A.	0,40 NS	1,77 90%	2,78 98%	1,28 NS	— 0,68 NS	— 0,84 NS	1,08 NS	0,38 NS
Aire palliée/archipallium	— 1,89 90%	— 0,81 NS	— 0,72 NS	— 0,15 NS	— 1,62 80%	— 1,41 80%	— 3,62 95%	— 1,48 80%
Aire palliée/pallium dorsal	0,27 NS	0,01 NS	0,01 NS	0,06 NS	0,40 NS	0,33 NS	0,27 NS	0,43 NS
Aire palliée/pallium latéral	1,73 90%	— 0,18 NS	— 0,22 NS	— 0,50 NS	2,13 95%	1,99 90%	2,33 90%	0,76 NS
Aire palliée/épistriatum	6,69 999‰	6,68 999‰	6,21 999‰	2,88 95%	3,12 99%	2,44 95%	0,24 NS	3,45 95%
Subpallium/N.A.S.	3,19 99%	2,22 95%	2,20 95%	1,27 NS	2,22 95%	2,30 95%	2,27 90%	0,07 NS
Subpallium/striatum	— 0,03 NS	— 0,46 NS	— 0,44 NS	0,21 NS	0,18 NS	0,04 NS	— 0,04 NS	0,32 NS
Subpallium/septum	— 2,94 99%	— 1,63 80%	— 1,84 90%	1,80 80%	— 2,45 95%	— 2,13 95%	— 7,84 99%	— 1,61 80%
Subpallium/N.C.	1,85 90%	1,63 80%	1,97 90%	0,99 NS	1,03 NS	1,07 NS	0,82 NS	0,15 NS
Subpallium/N.I.S.S.	0,34 NS	1,66 80%	1,57 80%	0,25 NS	— 0,30 NS	— 0,08 NS	0,26 NS	— 0,86 NS
Subpallium/amygdale	— 6,35 999‰	— 6,42 999‰	— 6,63 999‰	— 3,36 98%	— 3,14 99%	— 2,36 95%	— 0,98 NS	— 2,58 90%

La liste des abréviations figure au tableau II.

Chaque couple comparé, à l'intérieur d'un taxon, est soumis au test de Student-Fischer. La valeur t du test est suivie du taux de sécurité (parfois NS, soit non significatif) dépendant de l'effectif de l'échantillon.

l'archipallium et le pallium dorsal ; le tractus olfactif médial arrive au septum (rostral) et peut-être à l'archipallium ; le tractus olfactif ventral atteint le striatum (rostral). Enfin, un tractus olfactif habénulaire quitte le télencéphale pour se rendre dans le diencéphale. La région subpalliée (striatum principalement) est également un centre d'intégration d'apports sensoriels non-olfactifs issus du thalamus dorsal ; de plus des efférences motrices se dirigent vers le thalamus ventral.

Il est bien difficile, au stade des connaissance actuelles, de dresser un inventaire des fonctions de chaque structure télencéphalique. Cette situation justifie la nécessité des comparaisons volumétriques que nous allons développer, car nos résultats peuvent être utilement comparés aux résultats des neurophysiologistes (nous développerons ce point à la fin de notre travail).

Le tableau III fournit les résultats des comparaisons volumétriques entre les régions télencéphaliques, à huit niveaux taxonomiques. Quel que soit le taxon étudié, le volume des grandes régions télencéphaliques (au moyen de l'indice de dispersion Id) ne diffère pas significativement du volume télencéphalique lui-même. Une seule exception se rencontre dans le genre *Plethodon* où le télencéphale est plus développé que l'aire olfactive. Sur un plan général, il n'y a pas de modification tranchée du schéma télencéphalique d'ensemble, quel que soit le rang taxonomique envisagé. En revanche, comme nous allons le voir, la comparaison entre les régions télencéphaliques et les structures qu'elles comportent a révélé de nombreuses différences significatives (sécurité d'au moins 80 %).

La comparaison volumétrique entre l'aire olfactive et les structures qui la constituent conduit aux remarques suivantes. Chez les Salamandroidea (et les Salamandridae), le bulbe olfactif accessoire est très réduit ; en revanche, il est bien représenté chez les Ambystomatoidea (et les Ambystomatidae), les Plethodontidae (et le genre *Plethodon*). L'opposition entre un bulbe olfactif principal rostral développé et un bulbe olfactif principal caudal réduit est particulièrement tranchée chez les Ambystomatoidea (et les Ambystomatidae) aussi bien dans la couche des grains que dans la couche mitrale. Chez les Caudata pris dans leur ensemble et dans les genres *Triturus* et *Plethodon* pris séparément, le bulbe olfactif principal rostral est bien développé. Chez les Plethodontidae, le bulbe olfactif principal caudal est significativement peu développé ; chez les Caudata (et le genre *Triturus*), c'est la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal qui est peu représentée. Enfin, la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral est particulièrement développée quel que soit le taxon étudié.

En ce qui concerne l'aire palliée, l'archipallium est bien développé chez les Caudata, les Ambystomatoidea et les taxons qui lui sont inférieurs. Le pallium latéral est peu développé chez les Caudata, les Ambystomatoidea, les Plethodontidae et le genre *Plethodon*. L'épistriatum est très développé dans tous les taxons sauf dans le genre *Plethodon*. Enfin, le pallium dorsal ne présente aucune différence significative avec l'aire palliée, quel que soit le taxon étudié.

Dans le subpallium, le striatum ne présente aucune différence significative, tandis que le septum est bien développé, quel que soit le taxon. L'amygdale est très développée dans tous les taxons sauf dans le genre *Plethodon*. En revanche, le noyau antéro-septal est peu développé dans tous les taxons sauf chez les Ambystomatidae et le genre *Triturus*. Enfin, les différences significatives sont rares pour le noyau des commissures et le noyau inter-striato-septal puisque c'est seulement chez les Salamandroidea et les Salamandridae

que ces structures sont peu développées. Ajoutons que le noyau des commissures est peu développé chez les Caudata.

Cet ensemble de résultats conduit à deux conclusions : d'une part, chaque taxon présente une organisation télencéphalique (volumétrique) caractéristique quand on envisage toutes les structures détaillées ; d'autre part, les régions palliée, subpalliée et certaines structures (couche des grains du bulbe olfactif principal rostral, pallium dorsal, striatum et septum) présentent des traits communs, quel que soit le taxon étudié.

2. **Comparaison des taxons entre eux, pour une même structure** (tabl. IV)

La comparaison de deux taxons, pour une même structure, fait apparaître des différences volumétriques au moyen du test de Student-Fischer ; les différences significatives sont fréquentes (N = 74 %) [1] quand on compare deux taxons de même rang (couples).

Un certain nombre de régions se distinguent par l'absence de toute différence significative, quelle que soit la couple de taxons étudiée, il s'agit : du télencéphale, de l'aire olfactive (hormis la couple *Triturus/Plethodon*), de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral, de l'aire palliée, du pallium dorsal (à l'exception de la couple Salamandridae/Ambystomatidae), de l'aire subpalliée, du striatum, du noyau des commissures et de l'amygdale. Ces régions présentent donc une certaine stabilité entre taxons. Un rapprochement intéressant peut être opéré avec les résultats du paragraphe précédent (cf. tabl. III). En effet, les grandes régions télencéphaliques (olfactive, palliée et subpalliée) montrent une forte stabilité tant phylogénétique (d'un taxon à l'autre) que fonctionnelle (par rapport au télencéphale). C'est également le cas du pallium dorsal (représentatif de l'aire palliée) et du striatum (pouvant se substituer au subpallium). Cette situation mériterait d'être analysée chez d'autres Vertébrés pour savoir si l'on doit lui attribuer un caractère primitif propre aux Urodèles (ou aux Amphibiens ?).

L'amygdale et la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral présentent une forte stabilité phylogénétique (d'un taxon à l'autre) et une capacité fonctionnelle élevée. Ces résultats autorisent une étude du développement volumétrique de ces structures sur un plan essentiellement fonctionnel.

D'une manière générale, si certaines régions présentent une stabilité phylogénétique d'un taxon à l'autre (télencéphale, grains du bulbe olfactif principal rostral, aire palliée, aire subpalliée, striatum, noyau des commissures et amygdale), aucune région ne donne de différences significatives pour toute couple de taxons (cf. tabl. IV). Il semblerait donc que l'incidence des capacités fonctionnelles, sur le développement volumétrique des structures télencéphaliques, est plus profonde que l'incidence phylogénétique. Si l'on s'en tient à l'aire olfactive, des régions telles que le bulbe olfactif accessoire et le bulbe olfactif principal caudal ont une « vocation » phylogénétique non négligeable. Il convient donc de les écarter d'une étude de l'olfaction à partir des centres olfactifs primaires.

1. N = effectif.

Tableau IV. — Comparaisons entre les moyennes des indices de dispersion (Id) du volume d'une même région télencéphalique, pour des couples de taxons.

	A	B	C	D	E
Télencéphale	— 0,170 NS	— 0,180 NS	1,043 NS	0,814 NS	0,700 NS
Aire olfactive	1,118 NS	1,013 NS	2,171 90 %	0,450 NS	0,556 NS
Bulbe O.A.	— 3,768 99 %	— 2,874 98 %	— 0,754 NS	— 2,571 90 %	— 0,930 NS
Grains B.O.P.R.	— 1,005 NS	— 0,625 NS	1,053 NS	— 0,765 NS	— 0,101 NS
Mitr. B.O.P.R.	— 0,487 NS	0,237 NS	1,812 80 %	— 1,679 80 %	— 1,713 80 %
Grains B.O.P.C.	2,824 99 %	2,243 95 %	2,306 90 %	2,838 95 %	— 0,030 NS
Mitr. B.O.P.C.	4,526 999 ‰	3,854 99 %	2,341 90 %	3,366 95 %	— 0,211 NS
N.O.A.	— 0,918 NS	— 1,393 80 %	1,909 80 %	— 0,235 NS	0,652 NS
Aire palliée	— 0,401 NS	— 0,530 NS	0,171 NS	1,372 NS	1,358 NS
Archipallium	— 1,918 90 %	— 1,852 90 %	— 1,733 80 %	— 0,031 NS	1,672 80 %
Pallium dorsal	0,109 NS	— 0,090 NS	0,234 NS	2,071 90 %	1,368 NS
Pallium latéral	2,369 95 %	2,181 95 %	3,115 95 %	1,806 80 %	0,172 NS
Épistriatum	— 1,017 NS	— 1,588 80 %	— 2,283 90 %	1,390 NS	2,437 90 %
Aire subpalliée	— 0,825 NS	— 0,590 NS	0,685 NS	0,172 NS	0,512 NS
N.A.S.	0,612 NS	1,165 NS	1,563 80 %	— 1,748 80 %	— 2,241 90 %
Striatum	— 0,306 NS	— 0,350 NS	0,388 NS	0,579 NS	0,690 NS
Septum	— 2,315 95 %	— 1,929 90 %	— 1,932 80 %	— 1,023 NS	0,999 NS
N.C.	— 0,385 NS	— 0,118 NS	0,656 NS	— 0,130 NS	— 0,076 NS
N.I.S.S.	— 1,839 90 %	— 1,130 NS	0,330 NS	— 2,198 90 %	— 0,216 NS
Amygdale	— 0,369 NS	0,047 NS	1,261 NS	0,348 NS	— 0,318 NS

A = Salamandroidea/Ambystomatoidea ; B = Salamandridae/Plethodontidae ; C = *Triturus*/*Plethodon* ; D = Salamandridae/Ambystomatidae ; E = Plethodontidae/Ambystomatidae.

La liste des abréviations figure au tableau II. Les comparaisons de deux taxons, pour une même région, sont exprimées par la valeur du test de Student-Fischer dont la sécurité dépend de l'effectif minimum de chaque couple de taxons.

3. Étude détaillée de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral

La recherche des capacités olfactives des Urodèles est plus sûre à partir des centres d'intégration primaire : le bulbe olfactif principal et le bulbe olfactif accessoire. Nous avons remarqué que le bulbe olfactif accessoire a une capacité fonctionnelle (tabl. III) limitée chez les Salamandroidea et les Salamandridae ; en revanche, il est bien représenté chez les Ambystomatoidea et aux niveaux taxonomiques d'un rang inférieur à ce sous-Ordre. Le tableau IV montre des oppositions dans le développement phylogénétique de cette structure. En conséquence, le choix du bulbe olfactif accessoire comme structure de référence des capacités olfactives des Urodèles ne nous a pas semblé judicieux. Dans le bulbe olfactif principal, la couche des grains du bulbe rostral est seule à ne pas présenter d'oppositions phylogénétiques significatives (tabl. IV) ; de plus, elle est très développée quel que soit le rang taxonomique étudié (tabl. III). La couche en question nous a donc semblé fort appropriée à la recherche d'un classement des capacités olfactives des Urodèles. Les figures 10 à 16 donnent les valeurs des Id [1] de cette structure. La valeur la plus basse se rencontre chez *Euproctus asper* (Id = 46) qui devient l'espèce de référence avec un indice olfactif $I^o = 1$ équivalent à Id = 46.

La capacité olfactive des Urodèles varie d'un facteur 6 : $I^o = 1$ chez *Euproctus asper* et $I^o = 5{,}96$ chez *Aneides lugubris*. Nous avons partagé ce champ de capacités olfactives en trois secteurs détaillés au tableau V :

— espèces à capacité olfactive réduite : secteur I ($1 < I^o \leqslant 2{,}65$) ;
— espèces à capacité olfactive moyenne : secteur II ($2{,}66 < I^o \leqslant 4{,}31$) ;
— espèces à capacité olfactive élevée : secteur III ($4{,}32 < I^o \leqslant 5{,}96$).

Le tableau V permet d'apprécier la capacité olfactive des Urodèles. L'examen détaillé des espèces de *Triturus* nous a semblé riche d'enseignement. En effet, *Triturus montandoni* a la capacité olfactive la plus basse du genre ($I^o = 2{,}04$) et *Triturus cristatus* présente la capacité olfactive la plus élevée ($I^o = 5{,}04$), soit un facteur 2,5 entre ces deux espèces.

Thorn (1969) donne des indications sur le biotope et le comportement sexuel des Tritons : il semble bien qu'il existe une assez forte similitude d'une espèce à l'autre. Si des différences de biotope sont liées à l'altitude de répartition des espèces, en revanche, tous les *Triturus* ont une vie active inféodée au milieu aquatique (l'estivation et l'hibernation ayant lieu à terre, dans la grande majorité des cas). Le schéma d'ensemble du comportement sexuel de ces animaux est voisin du cas de *Triturus vulgaris* ; il se déroule dans l'eau chez toutes les espèces de *Triturus*. Chez *Triturus alpestris*, *Triturus vulgaris* et *Triturus cristatus*, l'importance de l'olfaction dans l'éthologie sexuelle a été mise en évidence par Gauss (1961) et semble s'étendre à l'ensemble des *Triturus* (Thorn, 1968). Nos résultats montrent que des différences de capacités olfactives sont en place chez les *Triturus* (facteur 2,5) ; une étude comparée de l'olfaction aux points de vue éthologique et neurophysiologique permettrait peut-être de confirmer notre résultat. La comparaison des *Plethodon* (4 espèces) révèle des capacités olfactives variant d'un facteur 1,5 entre *Plethodon cinereus* ($I^o = 2{,}26$) et *Plethodon glutinosus* ($I^o = 3{,}15$), cela reflète une homogénéité plus forte que chez les *Triturus*.

1. Id ou indice de dispersion volumétrique.

Tableau V. — Capacité olfactive I° des Urodèles, d'après l'étude de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral.

Secteur I			
*Euproctus asper**	0,70	1,00 **	1,30
Tylototriton verrucosus	0,74	1,07	1,39
Desmognathus monticola	0,80	1,17	1,54
Eurycea bislineata wilderae	0,96	1,39	1,83
Proteus anguinus	1,15	1,67	2,20
Pleurodeles waltl	1,28	1,87	2,46
Salamandrina terdigitata	1,30	1,89	2,48
Euproctus asper castelmouliensis	1,89	2,00	2,11
Euproctus montanus	1,39	2,02	2,65
Taricha granulosa	1,41	2,04	2,67
Triturus montandoni	1,41	2,04	2,67
Desmognathus quadramaculata	1,43	2,09	2,74
Triturus vulgaris	1,50	2,17	2,85
Necturus maculosus	1,54	2,24	2,93
Ambystoma texanum	1,57	2,26	2,96
Plethodon cinereus	1,57	2,26	2,96
Triturus marmoratus	1,57	2,28	3,00
Batrachoseps attenuatus	1,63	2,35	3,07
Hynobius naevius	1,63	2,37	3,11
Plethodon jordani shermani	1,76	2,54	3,33
Taricha rivularis	1,35	2,59	3,39
Secteur II			
Amphiuma tridactylum	1,93	2,80	3,67
Plethodon richmondi	1,96	2,83	3,70
Onychodactylus japonicus	2,96	3,11	3,26
Plethodon glutinosus	2,17	3,15	4,13
Triturus helveticus	3,03	3,17	3,33
Ambystoma maculatum	2,26	3,28	4,30
Triturus boscai	2,30	3,35	4,39
Ensatina eschscholtzii	2,39	3,46	4,52
Rhyacotriton olympicus	2,43	3,52	4,61
Salamandra salamandra fastuosa	3,39	3,61	3,83
Dicamptodon ensatus	2,63	3,80	4,98
Chioglossa lusitanica	2,78	4,02	5,26
Bolitoglossa altamazonica	2,83	4,11	5,39
Eurycea longicauda	2,83	4,11	5,39
Salamandra atra	3,91	4,13	4,35
Salamandra salamandra terrestris	4,02	4,24	4,46
Ensatina eschscholtzii xanthoptica	2,93	4,24	5,54
Triturus alpestris	4,07	4,28	4,50
Secteur III			
Hydromantes italicus	4,50	4,70	4,89
Cynops pyrrhogaster	3,37	4,87	6,37
Triturus cristatus	3,48	5,04	6,61
Aneides lugubris	4,11	5,96	7,80

* Espèce de référence.

** La valeur centrale de l'indice olfactif I° est encadrée par sa variabilité intraspécifique (cf. Thireau, 1975 *d*, e et 1977).

C. — Étude des corrélations entre les structures télencéphaliques (Tabl. VI)

La recherche des coefficients de corrélation (r) liant les volumes des structures télencéphaliques prises deux à deux permet d'apprécier, dans l'ensemble des Urodèles, les connexions fonctionnelles les plus probables. En effet, plus r est proche de 1, plus il y a de chances qu'existe une connexion fonctionnelle entre les deux structures en cause. Quand $r = 0{,}7071$, il y a 50 % de chances pour que les variations d'une structure soient dues aux variations de l'autre structure (on a alors $r^2\ \% = 50$). L'on pourrait retenir cette valeur comme seuil en deçà duquel la corrélation fonctionnelle est peu probable. Nous avons préféré déterminer un seuil, cas par cas, en calculant la moyenne des coefficients $r^2\ \%$ de l'ensemble des couples que l'on peut constituer entre chacune des structures télencéphaliques et toutes les autres.

Nous allons étudier, les unes après les autres, les corrélations fonctionnelles des 16 structures télencéphaliques. Les résultats portent sur 41 espèces pour le bulbe olfactif accessoire et sur 43 espèces pour les 15 autres structures télencéphaliques ; ils sont consignés dans le tableau VI.

1. Liaisons du bulbe olfactif accessoire

Cette structure olfactive primaire ne présente pas, avec les autres structures télencéphaliques, un lien volumétrique capable de déterminer ses centres de projection avec sécurité. En effet, $\bar{r}^2\ \% = 48$ et les structures les mieux corrélées au bulbe olfactif accessoire sont le noyau inter-striato-septal ($r^2\ \% = 61$), l'archipallium ($r^2\ \% = 58$) et le septum ($r^2\ \% = 57$) ; toutes ces valeurs sont faibles. Un tel résultat individualise le bulbe olfactif accessoire en lui confirmant son rôle phylogénétique non seulement entre les taxons d'Urodèles, comme nous l'avons vu, mais aussi en conférant aux Urodèles, de ce point de vue, une place probablement originale dans la série des Vertébrés.

2. Liaisons du bulbe olfactif principal

La couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ($\bar{r}^2\ \% = 72$) présente une connexion étroite avec les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ($r^2\ \% = 91$), ce qui était prévisible. L'information olfactive est ensuite distribuée vers l'archipallium ($r^2\ \% = 83$), le pallium dorsal ($r^2\ \% = 79$), le septum ($r^2\ \% = 78$), le striatum ($r^2\ \% = 77$) et l'amygdale ($r^2\ \% = 76$). La couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($\bar{r}^2\ \% = 80$) est en connexion étroite avec les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ($r^2\ \% = 94$) et le pallium dorsal ($r^2\ \% = 91$).

Les noyaux mitraux (s. l.) ont des corrélations fonctionnelles étroites avec la couche des grains (s. l.), comme nous venons de le voir. De plus, les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ($\bar{r}^2\ \% = 71$) sont en connexion avec l'archipallium ($r^2\ \% = 81$) et le pallium dorsal ($r^2\ \% = 80$) ; les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ($\bar{r}^2\ \% = 71$)

Tableau VI. — Recherche des corrélations entre les 16 structures télencéphaliques. Chaque valeur indique le pourcentage de la variation d'une structure due aux variations de l'autre, pour les 120 relations télencéphaliques.

	Boa	Gbopr	Mbopr	Gbopc	Mbopc	Noa	Arch	Pd	Pl	Ep	Nas	St	Sep	Ncom	Niss	Amy
Boa	0	47	47	40	28	47	58	48	42	53	48	47	57	53	61	46
Gbopr	47	0	91	72	57	74	83	79	74	63	69	77	78	74	72	76
Mbopr	47	91	0	73	61	70	81	80	69	58	72	72	77	70	73	73
Gbopc	40	72	73	0	94	82	87	91	94	76	87	89	71	86	77	81
Mbopc	28	57	61	94	0	69	76	84	87	67	84	80	57	80	67	74
Noa	47	74	70	82	69	0	85	81	76	69	68	78	77	79	76	80
Arch	58	83	81	87	76	85	0	96	87	74	82	92	88	86	85	84
Pd	48	79	80	91	84	81	96	0	90	72	81	90	82	85	83	81
Pl	42	74	69	94	87	76	87	90	0	80	82	90	69	87	74	79
Ep	53	63	58	76	67	69	74	72	80	0	66	75	57	70	61	59
Nas	48	69	72	87	84	68	82	81	82	66	0	80	70	76	76	77
St	47	77	72	89	80	78	92	90	90	75	80	0	74	92	78	83
Sep	57	78	77	71	57	77	88	82	69	57	70	74	0	69	85	74
Ncom	53	74	70	86	80	79	86	85	87	70	76	92	69	0	73	83
Niss	61	72	73	77	67	76	85	83	74	61	76	78	85	73	0	80
Amy	46	76	73	81	74	80	84	81	79	59	77	83	74	83	80	0

Boa = bulbe olfactif accessoire : Gbopr = couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; Mbopr = noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; Gbopc = couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; Mbopc = noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; Noa = *nucleus olfactorius anterior* ; Arch = archipallium ; Pd = pallium dorsal ; Pl = pallium latéral ; Ep = épistriatum ; Nas = noyau antéro-septal ; St = striatum ; Sep = septum ; Ncom = noyau des commissures ; Niss = noyau interstriato-septal ; Amy = amygdale.

sont liés au pallium latéral (r^2 % = 87), au pallium dorsal et au noyau antéro-septal (r^2 % = 84), au striatum et au noyau des commissures (r^2 % = 80).

En somme, l'information olfactive arrive au bulbe olfactif principal (s.l.), puis est distribuée vers des centres secondaires du pallium (s. l.).

3. **Liaisons du** *nucleus olfactorius anterior* (r^2 % = 74)

Cette structure reçoit des informations olfactives secondaires depuis la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal (r^2 % = 82). Le *nucleus olfactorius anterior* est en corrélation étroite avec l'archipallium (r^2 % = 85) et le pallium dorsal (r^2 % = 81) qui sont sous domination olfactive.

4. **Liaisons de l'aire palliée**

L'archipallium et le pallium dorsal sont de véritables « carrefours » par l'étroitesse de leurs corrélations intratéléncéphaliques : pour l'archipallium $\bar{r}^2$ % = 83 et pour le pallium dorsal $\bar{r}^2$ % = 82. Ces résultats sont supérieurs à ceux de toute autre structure télencéphalique. Entre l'archipallium et le pallium dorsal existe une corrélation très élevée avec r^2 % = 96 ; c'est la plus forte de l'ensemble des 120 corrélations intratéléncéphaliques que nous avons étudiées. L'archipallium est un centre de projection tertiaire puisqu'il reçoit principalement des informations olfactives en provenance du pallium dorsal. Ce résultat témoigne de l'ancienneté phylogénétique du paléopallium. L'archipallium des Vertébrés inférieurs est en connexion fonctionnelle avec l'hypothalamus, centre coordinateur du système végétatif ; ce dernier semble donc très tributaire des informations olfactives. L'archipallium est aussi en connexion étroite avec le striatum (r^2 % = 92) et le septum (r^2 % = 88) ; nous y reviendrons.

Le pallium dorsal reçoit des informations olfactives secondaires de la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal (r^2 % = 91). Des connexions étroites s'établissent entre le pallium dorsal et le striatum ou le pallium latéral (r^2 % = 90).

Le pallium latéral ($\bar{r}^2$ % = 79) reçoit des informations olfactives secondaires de la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal (r^2 % = 94) ; il est en connexion étroite avec le pallium dorsal et le striatum (r^2 = 90) et, à un moindre degré, avec la couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal, l'archipallium et le noyau des commissures (r^2 = 87).

Enfin, l'épistriatum ($\bar{r}^2$ % = 67) présente une corrélation élevée avec le pallium latéral (r^2 % = 80) qui lui est contigu ; les corrélations sont plus lâches avec la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal (r^2 % = 76) et le striatum (r^2 % = 75).

5. **Liaisons de l'aire subpalliée**

Le striatum est fort intéressant ($\bar{r}^2$ % = 80) du point de vue des corrélations fonctionnelles intratéléncéphaliques : il est en liaison étroite avec des centres olfactifs secondaires (pallium dorsal ou pallium latéral, r^2 % = 90), tertiaire (archipallium, r^2 % = 92)

et le noyau des commissures (r^2 % = 92). Les afférences olfactives au striatum semblent importantes car, de plus, il doit entretenir des liaisons fonctionnelles avec la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal (r^2 % = 89). Le striatum des Vertébrés inférieurs est un centre de coordination prémotrice de tous les apports sensoriels qui semblent donc sous la dominance olfactive.

Un lien fonctionnel étroit unit le noyau des commissures et le striatum r^2 % = 92. Le noyau des commissures ($\bar{r}^2$ % = 78) est formé des commissures paléopalliée et archipalliée ; il est en corrélation étroite avec l'archipallium (r^2 % = 86) et le paléopallium (pallium dorsal, r^2 % = 85 ; pallium latéral, r^2 % = 87). Il lui parvient probablement des informations olfactives de la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal (r^2 % = 86).

Le noyau antéro-septal ($\bar{r}^2$ % = 75) présente le même schéma fonctionnel que le noyau des commissures : liaisons étroites avec le bulbe olfactif principal caudal (couche des grains, r^2 % = 87 ; noyaux mitraux, r^2 % = 84) et le pallium (archipallium, r^2 % = 82 ; pallium dorsal, r^2 % = 81 ; pallium latéral, r^2 % = 82).

Le noyau inter-striato-septal ($\bar{r}^2$ % = 75) reçoit, des centres primaires, une information olfactive peu importante. Toutefois, l'information olfactive des centres secondaire (pallium dorsal, r^2 % = 83) et tertiaire (archipallium, r^2 % = 85) est plus abondante. Le noyau inter-striato-septal est bien corrélé au septum (r^2 % = 85) et plus modestement corrélé à l'amygdale (r^2 % = 80).

Le septum ($\bar{r}^2$ % = 72) est lié fonctionnellement à l'archipallium (r^2 % = 88), au noyau inter-striato-septal (r^2 % = 85) et au pallium dorsal (r^2 % = 82). En somme, le septum et le noyau inter-striato-septal sont des structures dont la vocation n'est pas essentiellement olfactive.

Enfin, l'amygdale ($\bar{r}^2$ % = 75) est une structure recevant des informations olfactives secondaires de la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal (r^2 % = 81). L'importance des afférences olfactives de l'amygdale est confirmée par les relations qu'elle entretient avec d'autres structures olfactives (archipallium, r^2 % = 84 et pallium dorsal, r^2 % = 81) ou des structures sous dominance olfactive (striatum et noyau des commissures, r^2 % = 83).

6. Perspectives et limites de la méthode

Les corrélations volumétriques entre structures télencéphaliques constituent une argumentation indirecte dans la recherche des connexions fonctionnelles. L'étude de ces corrélations ne saurait prétendre fournir des réponses définitives face à la complexité de fonctionnement du système nerveux central. Toutefois, les résultats qu'apporte l'étude du bulbe olfactif principal sont probablement la meilleure justification de la méthode que nous utilisons.

En effet, la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral constitue, avec la couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral, la plus étroite (r^2 = 91) des 15 corrélations intratélencéphaliques possibles ($47 < r^2 < 91$, $\bar{r}^2 = 72$) [1]. De la même manière, la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal est corrélée au mieux (r^2 = 94) avec

1. r^2 = moyenne des corrélations.

la couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal quand on passe en revue chacune des 15 corrélations intratélencéphaliques ($40 < r^2 < 94$, $\bar{r}^2 = 80$). En somme, les noyaux mitraux (s. l.) et les grains (s. l.) ont, à la fois, des corrélations volumétriques et des connexions fonctionnelles étroites.

Des corrélations volumétriques élevées entre deux structures permettent donc de supposer l'existence de connexions fonctionnelles entre ces structures. Ces connexions ne préjugent en rien du ou des tractus fibreux suivis car elles peuvent être soit directes (pas de relais synaptique) soit indirectes (un ou plusieurs relais synaptiques) ; nous ne sommes pas en mesure, par nos seuls résultats, d'indiquer la direction de ces connexions fonctionnelles. Les structures corrélées peuvent appartenir au même hémisphère cérébral ou non, l'étroitesse de la corrélation ne changera pratiquement pas puisque les structures symétriques ont à peu près le même volume (cf. Thireau, 1975 *d* et *e*). Ces corrélations donnent une indication des connexions fonctionnelles les plus probables pour l'ensemble des Urodèles.

Une autre méthode d'analyse des connexions fonctionnelles du système nerveux central (elle aussi perfectible) repose sur les phénomènes de dégénérescence suivant Nauta (1957), Fink et Heimer (1967). Chez les Urodèles, cette méthode n'a été appliquée, à notre connaissance, que par Kokoros et Northcutt (1977) chez *Ambystoma tigrinum tigrinum* (Green) afin de déceler, principalement, les afférences télencéphaliques.

Notre méthode de recherche des connexions fonctionnelles se fait par le biais des volumes régionaux télencéphaliques tandis que Kokoros et Northcutt suivent la dégénérescence consécutive à l'ablation d'une région télencéphalique. Ces auteurs ne peuvent mettre en évidence que des connexions fonctionnelles directes et cela, actuellement, chez une seule espèce d'Urodèle.

En tenant compte des remarques précédentes, nous pouvons tenter de comparer nos résultats à ceux de Kokoros et Northcutt (1977). Selon ces auteurs, l'ablation de l'hémisphère cérébral droit entraîne, dans l'autre hémisphère, des dégénérescences au niveau du striatum, de l'amygdale, du noyau inter-striato-septal, du septum (médial et latéral) et de l'archipallium ; en revanche, il n'y a pas, à proprement parler, de dégénérescence du pallium dorsal.

A partir du tableau VI, l'on peut établir un classement des moyennes des corrélations intratélencéphaliques ($\bar{r}^2$) qu'a une structure télencéphalique avec toutes les autres ; 10 structures (précédées d'un astérisque) ont une corrélation supérieure ou égale à la moyenne générale ($\bar{r}^2 = 74$), tandis que les 6 autres ont une corrélation moyenne plus faible :

*Archipallium	83
*Pallium dorsal	82
*Striatum	80
*Grains du bulbe olfactif principal caudal	80
*Pallium latéral	79
*Noyau des commissures	78
*Noyau antéro-septal	75
*Noyau inter-striato-septal	75
*Amygdale	75
**Nucleus olfactorius anterior*	74
Septum	72
Grains du bulbe olfactif principal rostral	72
Noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral	71

Noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal	71
Épistriatum	67
Bulbe olfactif accessoire	48

Nous partageons les conclusions de Kokoros et Northcutt quant à l'importance fonctionnelle de l'archipallium, du striatum, du noyau inter-striato-septal et de l'amygdale dans les connexions intratélencéphaliques ; en revanche, le rôle fonctionnel du septum serait moindre. Nos résultats complètent les données de Kokoros et Northcutt en suggérant des connexions fonctionnelles intratélencéphaliques importantes pour le pallium dorsal, les grains du bulbe olfactif principal caudal, le pallium latéral, le noyau des commissures, le noyau antéro-septal et le *nucleus olfactorius anterior*. L'ablation d'un hémisphère cérébral d'*Ambystoma t. tigrinum* n'entraîne pas, selon Kokoros et Northcutt, de dégénérescence contralatérale du pallium dorsal. Cette structure a pourtant une grande importance fonctionnelle puisqu'elle se place en tête des moyennes des corrélations intratélencéphaliques avec $\bar{r}^2 = 82$.

Dans une autre expérience sur *Ambystoma t. tigrinum*, Kokoros et Northcutt font une ablation partielle de l'archipallium et du pallium latéral jointe à l'ablation totale du pallium dorsal, et observent une dégénérescence de l'archipallium et du septum contralatéraux.

Nos résultats permettent une interprétation possible de cette situation :

1° La dégénérescence de l'archipallium reviendrait aux trois structures qui ont été supprimées. En effet, la liaison pallium latéral-archipallium ($r^2 = 87$) est *supérieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du pallium latéral ($\bar{r}^2 = 79$) ou de l'archipallium ($\bar{r}^2 = 83$). De la même manière, la liaison pallium dorsal-archipallium ($r^2 = 96$) est *supérieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du pallium dorsal ($\bar{r}^2 = 82$) ou de l'archipallium ($r^2 = 83$) [1]. Donc les études de dégénérescence après ablation et notre analyse volumétrique convergent pour estimer que des liaisons fonctionnelles étroites existent dans chacune des deux couples.

2° La dégénérescence du septum contralatéral reviendrait au pallium dorsal et (surtout) à l'archipallium ipsilatéraux qui ont été supprimés. En effet, d'une part, la liaison archipallium-septum ($r^2 = 88$) est *supérieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes de l'archipallium ($\bar{r}^2 = 83$) comme du septum ($\bar{r}^2 = 72$) ; d'autre part, la liaison pallium dorsal-septum ($r^2 = 82$) est égale aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du pallium dorsal ($\bar{r}^2 = 82$). Cette dernière est *supérieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du septum ($\bar{r}^2 = 72$), tandis que la liaison pallium latéral-septum ($r^2 = 69$) est *inférieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du pallium latéral ($\bar{r}^2 = 79$) ou du septum ($\bar{r}^2 = 72$).

L'ensemble de ces résultats confirme le bien-fondé de notre démarche qui peut compléter utilement les analyses de dégénérescence dont l'étude quantitative et la généralisation seraient bien souhaitables.

1. Une liaison archipalliée de type commissural existe (commissure archipalliée) mais elle ne peut pas être mise en évidence par notre méthode car toute couple de structures symétriques a toujours une liaison $r^2 \sim 100$.

CONCLUSION

L'architectonique et la variabilité volumétrique des régions télencéphaliques des Amphibiens Urodèles débouche sur un ensemble de conclusions indicatrices : de l'évolution de l'Ordre ou des taxons inférieurs ; de l'intégration de quelques tendances adaptatives liées à l'écologie des animaux ; du fonctionnement des circuits intratélencéphaliques.

Conclusions à caractère évolutif

Les Urodèles ont une disposition périventriculaire des masses nucléaires télencéphaliques, qu'on considère comme un type primitif d'organisation.

L'examen qualitatif des Urodèles montre que le plan d'organisation générale est maintenu à tous les niveaux taxonomiques, tant dans l'inventaire que dans la topographie des 16 régions du télencéphale ; il apparaît, de ce point de vue, foncièrement conservateur. L'absence de bulbe olfactif accessoire chez les Proteidae confère à cette région un poids évolutif important.

L'analyse volumétrique des régions télencéphaliques précise la signification évolutive de cet étage.

Chez les Urodèles, le volume de l'aire olfactive présente une transformation phylogénétique progressive ; l'aire palliée est assez stable tandis que l'aire subpalliée accuse une transformation phylogénétique régressive. L'analyse plus détaillée de ces aires révèle que :

— le bulbe olfactif principal est responsable de la transformation phylogénétique progressive de l'aire olfactive ;

— le pallium dorsal est progressif et s'oppose à la transformation régressive de l'archipallium ;

— le noyau antéro-septal est progressif alors que le striatum est régressif.

Chez les Plethodontidae, l'allométrie interspécifique se rapproche de l'isométrie dans la majorité des régions télencéphaliques : un tel résultat traduit un rythme évolutif accentué.

Cinq couples de taxons de même rang (Salamandroidea/Ambystomatoidea ; Salamandridae/Plethodontidae ; *Triturus/Plethodon* ; Salamandridae/Ambystomatidae ; Plethodontidae/Ambystomatidae) ne peuvent pas se dissocier par des différences volumétriques significatives de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral, de l'aire palliée, de l'aire subpalliée (striatum ou noyau des commissures ou amygdale) ; l'ensemble de ces cinq couples de taxons n'est affecté par aucune différence significative permanente, quelle que soit la région télencéphalique étudiée : l'organisation volumétrique du télencéphale des Urodèles présenterait une relative stabilité.

Conclusions à caractère adaptatif

Dans un précédent article (Thireau, 1975 *b*) nous avons déjà effectué des rapprochements entre le niveau d'encéphalisation et l'écologie. En fait, les Urodèles ne présentent

pas une conquête de niches écologiques telle que l'on puisse suivre souvent une variation du volume téleneéphalique eoneomitante. La tendanee vers l'apodie ou le fouissage s'aecompagne d'une diminution du volume du télencéphale ; à l'inverse, un accroissement de volume du téleneéphale aceompagne l'adaptation au milieu désertique ou au milieu arboricole. En effet :

— Chez *Batrachoseps attenuatus* qui présente une réduction de ses membres, *toutes* les régions télencéphaliques sont moins volumineuses que celles des autres Bolitoglossini (*Hydromantes italicus, Bolitoglossa altamazonica*). *Amphiuma tridactylum* a également des membres réduits et sa comparaison avec *Necturus maculosus* (espèce aquatique et peu évoluée) montre que (hormis le bulbe olfactif principal rostral et le septum) toutes ses régions téleneéphaliques sont moins volumineuses [1].

— Chez *Ambystoma texanum* qui présente des tendances au fouissage, son télencéphale est plus réduit (pour toutes ses régions) que celui d'*Ambystoma maculatum*.

— L'adaptation à l'arboricolie d'*Ensatina e. eschscholtzii* et *Ensatina e. xanthoptica*, l'adaptation désertique d'*Aneides lugubris* s'accompagnent d'une augmentation volumétrique de la quasi-totalité des régions téleneéphaliques, par rapport à *Plethodon cinereus*, Plethodontini de base.

La couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ne présente pas de différence volumétrique significative entre les membres de chacun des 5 couples de taxons étudiés (Salamandroidea/Ambystomatoidea ; Salamandridae/Plethodontidae ; *Triturus/Plethodon* ; Salamandridae/Ambystomatidae ; Plethodontidae/Ambystomatidae) ; en revanche, elle est mieux représentée que l'aire olfactive chez les Caudata, les Salamandroidea, les Salamandridae, les *Triturus*, les Ambystomatoidea, les Plethodontidae, les *Plethodon*, les Ambystomatidae. Aussi, nous estimons que cette région peut servir d'indicateur du niveau olfactif des Urodèles. D'une part, il semble que les différences de capacité olfactive soient intenses chez les *Triturus* tandis que les *Plethodon* sont beaucoup plus homogènes de ce point de vue ; d'autre part, l'olfaction semble plus élevée chez les Urodèles arboricoles ou désertiques que chez les fouisseurs (s. l.). *Taricha rivularis* est plus olfactif que *Taricha granulosa* puisque la quasi-totalité des régions olfactives (en particulier la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral) sont plus réduites chez cette dernière espèce. Ce résultat est en accord avec d'autres travaux : selon Grant, Anderson et Twitty (1968), *Taricha rivularis* est incapable de trouver une orientation migratoire convenable si son olfaction est supprimée ; en revanche, d'après Landreth et Ferguson (1967), la migration de *Taricha granulosa* mettrait en cause son tectum opticum.

Conclusions à caractère fonctionnel

Pour l'ensemble des Urodèles, la recherche des coefficients de corrélation liant les volumes des structures télencéphaliques prises deux à deux permet d'apprécier les connexions fonctionnelles les plus probables à l'intérieur du télencéphale :

1. L'apodie du Batracien Apode *Typhlonectes compressicaudus* (D. et B., 1841) s'accompagne d'une encéphalisation beaucoup plus faible que celle des Urodèles.

— Les connexions fonctionnelles du bulbe olfactif accessoire comme de l'épistriatum semblent restreintes. L'information olfactive parcourt le bulbe olfactif principal, des glomérules vers les noyaux mitraux et les grains. Le *nucleus olfactorius anterior* reçoit des informations olfactives du bulbe olfactif principal caudal mais il présente aussi des corrélations fortes avec les centres palliés.

— L'archipallium et le pallium dorsal sont de véritables « carrefours » des connexions fonctionnelles intratéleneéphaliques ; de plus ces deux structures présentent entre elles la plus étroite corrélation des 120 relations étudiées. L'archipallium semble être un centre de projection tertiaire des informations olfactives qui proviennent du bulbe olfactif principal caudal via le pallium dorsal. Le pallium latéral est fonctionnellement lié au bulbe olfactif principal caudal mais probablement aussi au striatum et au pallium dorsal.

— Le striatum est en liaison étroite avec des centres olfactifs secondaires (pallium dorsal et pallium latéral), tertiaire (archipallium) et le noyau des commissures. Le noyau antéro-septal et le noyau des commissures présentent le même plan d'organisation fonctionnelle avec le bulbe olfactif principal, le pallium et le striatum. Le septum et le noyau inter-striato-septal entretiennent de bonnes corrélations avec l'aire pallié (archipallium et pallium dorsal). L'amygdale enfin, semble recueillir des informations de nombreuses régions télencéphaliques.

Remerciements

Je remercie M. le Pr R. Bauchot d'avoir relu et critiqué mon manuscrit ainsi que M. R. G. Tuck Jr. qui a traduit le résumé.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Anton, W., 1908. — Beitrag zur Morphologie des Jacobson'schen Organs und der Nasenhöhle der Cryptobranchiaten. *Gegenbaurs morph. Jb.*, Leipzig, **38** : 448-470.

— 1911. — Die Nasenhöhle der Perennibranchiaten (Ein Beitrag zur Phylogenese des Jacobsonschen Organs). *Gegenbaurs morph. Jb.*, Leipzig, **44** : 179-199.

Ariëns Kappers, C. U., G. C. Huber et E. C. Crosby, 1936. — The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates including Man. III. Hafner, New York, 2e éd. 1960 : 1240-1845.

Bauchot, R., 1963. — L'architectonique comparée, qualitative et quantitative, du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, Paris, **27**, suppl. 1 : 1-400.

— 1967. — Les modifications du poids encéphalique au cours de la fixation. *J. Hirnforsch.*, Berlin, **9** (3) : 253-283.

— 1972 *a*. — Le degré d'organisation cérébrale des Mammifères. *In* : Grassé, Traité de Zoologie. Masson, Paris, **16** (4) : 360-384.

— 1972 *b*. — Encéphalisation et phylogénie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D., **275** : 441-443.

Bauchot, R., et R. Platel, 1971. — Aspects quantitatifs de l'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia, Sauria, Scincidae). Étude de la variabilité intraspécifique. *Zool. Anz.*, Leipzig, **187** (3-4) : 147-174.

Bauchot, R., et R. Platel, 1973. — L'encéphalisation. *La Recherche*, Paris, **4** (40) : 1069-1077.

Benedetti, E., 1928. — Contributo allo studio del sistema nervoso centrale degli Anfibi Urodeli. Il telencefalo dei Tritoni. *Archo. zool. ital.*, Torino, **12** : 1-61.

— 1933. — Il cervello e i nervi cranici del *Proteus anguineus* Laur. *Memorie Ist. ital. Speleol.*, Trieste, sér. biol., Mem. III : 1-80.

Bergquist, H., 1932. — Zur Morphologie des Zwischenhirns bei niederen Wirbeltieren. *Acta zool., Stockh.*, **13** : 57-304.

Bindewald, C. A. E., 1914. — Das Vorderhirn von *Amblystoma mexicanum*. *Arch. mikrosk. Anat. EntwMech*, **84** (1) : 1-74.

Bonin, G. von, 1937. — Brain-weight and body-weight in mammals. *J. genet. Psychol.*, **16** : 379-389.

Boulenger, G. A., 1882. — Catalogue of the Batrachia Gradientia s. Caudata and Batrachia Apoda in the Collection of the British Museum. Order of the Trustees, London, 2 éd. : viii + 127 p. + IX pl. (h. t.).

Brame, A. H., 1967. — A list of the world's recent and fossil Salamanders. *Herpeton*, Pasadena, **2** (1) : 1-26.

Brandt, A., 1867. — Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. *Bull. Soc. Impér. Natur.*, Moscou, **4** : 525-543.

Bruner, H. L., 1914. — Jacobson's organ and the respiratory mechanism of amphibians. *Gegenbaurs morph. Jb.*, **48** : 157-165.

Burckhardt, C., 1891. — Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von *Triton* und *Ichthyophis*. *Z. wiss. Zool.*, **52** : 369-403.

Burr, H., 1920. — The transplantation of the cerebral hemispheres of *Amblystoma*. *J. exp. Zool.*, Philadelphie, **30** : 159-169.

Coghill, G. E., 1902. — The cranial nerves of *Amblystoma tigrinum*. *J. comp. Neurol.*, **12** (3) : 205-289.

Dodds, G. S., 1907. — On the brain of one of the salamanders (*Plethodon glutinosus*). *Univ. Colo. Stud. gen. Ser.*, **4** (2) : 97-108 + 2 pl. h. t.

Durand, J.-P., 1971. — Recherches sur l'appareil visuel du protée, *Proteus anguinus* Laurenti, Urodèle hypogé. *Annls Spéléol.*, **26** (3) : 498-824.

Ecker's A., et R. Wiedersheim's, 1899. — Anatomie des Frosches auf Grund Eigener Untersuchungen Durchaus Neu Bearbeitet von Dr. Ernst Gaupp. Tome II : Lehre vom Nerven- und Gefässystem. F. Vieweg und Sohn, Braunschweig, 2 éd., xii + 234 p.

Fink, R., et L. Heimer, 1967. — Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system. *Brain Res.*, **4** : 369-374.

Fish, P. A., 1895. — The central nervous system of *Desmognathus fusca*. *J. Morph.*, **10** (1) : 231-286.

Francis, E. T. B., 1934. — The anatomy of the Salamander. Clarendon, Oxford, xxi + 381 p.

Gabe, M., 1968. — Techniques histologiques. Masson, Paris, v + 1113 p.

Gabe, M., et H. Saint Girons, 1976. — Contribution à la morphologie comparée des fosses nasales et de leurs annexes chez les Lépidosauriens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, A, **98** : 87 p. + 49 fig. et 10 pl. h. t.

Gauss, G. H., 1961. — Ein Beitrag zur Kenntnis des Balzverhaltens einheimischer Molche. *Z. Tierpsychol.*, **18** (1) : 60-66.

Gorham, S. W., 1974. — Liste des Amphibiens du Monde d'après l'état du 1er janvier 1970. Lingley, Saint John, N.-B., 172 p.

Gould, S. J., 1971. — Geometric similarity in allometric growth : a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Am. Nat.*, Chicago, **105** (942) : 113-136.

GRANT, D., O. ANDERSON et V. TWITTY, 1968. — Homing Orientation by Olfaction in Newts (*Taricha rivularis*). *Science, Washington*, **160** (3834) : 1354-1356.

HERRICK, C. J., 1921. — The connections of the vomeronasal nerve, accessory olfactory bulb and amygdala in Amphibia. *J. comp. Neurol.*, **33** : 213-280.

— 1924. — The amphihian forebrain. II. The olfactory bulb of *Amblystoma. J. comp. Neurol.*, **37** : 273-396.

— 1933. — The amphihian forehrain. VI. *Necturus. Neurol.,J. comp.* **58** : 1-288.

— 1948. — The brain of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum.* The University of Chicago press, Chicago et Londres, x + 407 p.

HIGGINS, G. M., 1920. — The nasal organ in Amphibia. *Illinois Biol. Monogr.*, **6** (1) : 3-90.

HIRSCH-TABOR, O., 1908. — Uber das Gehirn von *Proteus anguineus. Arch. mikrosk. Anat., EntwMech.*, **72** : 719-730.

HOFFMAN, H., 1963. — The olfactory bulb, accessory olfactory bulb, and hemisphere of some Anurans. *J. comp. Neurol.*, **120** : 317-368.

HOLMGREN, N., 1922. — Points of view concerning forebrain morphology in lower vertehrates. *J. comp. Neurol.*, **34** : 391-459.

HOMEYER, B., 1951. — Die Ontogenese cytoarchitektonischer Einheiten im Vorderhirn von *Triturus vulgaris* L. *Zool. Jb., Physiol.*, Jena, **63** (1) : 25-63.

HUXLEY, J. S., 1932. — Problems of relative growth. Methuen, London, 276 p.

JERISON, H. J., 1973. — Evolution of the Brain and Intelligence. Academic Press, New York, XIV + 482 p.

KINGSBURY, B. F., 1895. — On the brain of *Nectnrus maculatus. J. comp. Neurol.*, **5** : 139-205.

KOKOROS, J. J., et R. G. NORTHCUTT, 1977. — Telencephalic Efferents of the Tiger Salamander *Ambystoma tigrinum tigrinum* (Green). *J. comp. Neurol.*, **173** : 613-628.

KRABBE, K. H., 1962. — Studies on the morphogenesis of the brain in some Urodeles and Gymnophions (Amphihians). Morphogenesis of the vertebrate brain, IX. E. Munksgaard, Copenhague, 50 p.

KRETH, H., 1930. — Über die Faserzüge im Zentralnervensystem von *Salamandra maculosa* L. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, Leipzig, **23** : 239-320.

— 1931. — Über die Faserzüge im Zentralnervensystem von *Proteus anguineus* Laur. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, Leipzig, **25** : 376-427.

KUHLENBECK, H., 1921. — Zur Morphologie des Urodelen vorderhirns. *Jena. Z. Naturw.*, **57** (3) : 463-490 + tahl. 21-24.

LANDRETH, H., et D. FERGUSON, 1967. — Newts : Sun-Compass Orientation. *Science, Washington*, **158** (3807) : 1459-1461.

MC KIBBEN, P. S., 1911. — The nervus terminalis in Urodele Amphibia. *J. comp. Neurol.*, **21** : 261-309.

MARTOJA, R., et M. MARTOJA, 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson, Paris, 345 p.

MATTHES, E., 1934. — Sinnesorgane, Geruchsorgan (Amphibia und Reptilia). *In* : BOLK, GÖPPERT, LUBOSCH et KALLIUS, Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirheltiere, **2** (2) : 879-986.

MEDVEDEVA, I., 1968. — Die Homologie des Jacobsonschen Organs bei Anura und Urodela. *In* : ØRVIG, Current problems of lower vertebrate phylogeny. Proc. 4th. Nobel Symp. Sweden 1967, Almquist et Wiksells, Stockholm : 331-340.

NAUTA, W. J. H., 1957. — Silver impregnation of degenerating axons. *In* : WINDLE, New Research Techniques of Neuroanatomy : 17-26.

NIEUWENHUYS, R., 1967. — Comparative anatomy of olfactory centres and tracts. *Prog. br. Res.*, **23** : 1-64.

NOBLE, G. K., 1931. — The biology of the Amphibia. Dover, éd. 1954, 577 p.

NORRIS, H. W., 1911. — The rank of *Necturus* among the tailed Amphibians as indicated by the distribution of its cranial nerves. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, **18** : 137-143.

OKAJIMA, K., 1910. — Untersuchungen über die Sinneorgane von *Onychodactylus*. *Z. wiss. Zool.*, **94** : 171-239.

OSBORN, H., 1883. — Preliminary Observations upon the Brain of *Amphiuma*. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **35** : 177-186.

— 1886. — Observations upon the presence of Corpus Callosum in the brains of the Amphibians and Reptiles. *Zool. Anz.*, **9** : 200-205.

PARSONS, T. S., 1967. — Evolution of the Nasal Structure in the Lower Tetrapods. *Am. Zoologist*, **7** : 397-413.

PIATT, J., 1951. — An experimental approach to the problem of pallial differentiation. *J. comp. Neurol.*, **94** : 105-121.

RAMON Y CAJAL, S., 1911. — Histologie du système nerveux de l'homme et des Vertébrés. II, Maloine, Paris, 993 p.

RÖHRS, M., 1955. — Vergleichende Untersuchungen an Hirnen verschiedener Urodelen. *Z. wiss Zool.*, Leipzig, **158** (2-4) : 341-420.

RÖTHIG, P., 1911. — Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 4 Die markhaltigen Faserzüge im Vorderhirn von *Necturus maculatus*. *Arch. Anat. Physiol.*, **5** : 49-56.

— 1912. — Beiträge zum Studium des Zentralnervensystem der Wirbeltiere. 5 Die Zellanordnungen im Vorderhirn der Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Septumkerne und ihr Vergleich mit den Verhältnissen bei *Testudo* und *Lacerta*. *Verh. K. Akad. Wet.*, **2** (17) : 1-23 + 56 fig. h. t.

RUDEBECK, B., 1945. — Contributions to forebrain morphology in Dipnoi. *Acta zool., Stockh.*, **26** : 9-156.

SCHUCH, K., 1934. — Das Geruchsorgan von *Triton alpestris*. *Zool. Jb., Anat.*, Jena, **59** : 69-134.

SEYDEL, O., 1895. — Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Eine Vergleichend-anatomische Untersuchung. *Gegenbaurs morph. Jb.*, **23** : 453-543.

SNELL, O., 1892. — Die abhängigkeit des hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen fähigkeiten. *Arch. Psychiatr. Newkrankh.*, **23** : 436-446.

SÖDERBERG, G., 1922. — Contributions to the forebrain morphology in Amphibians. *Acta zool., Stockh.*, **3** : 65-121.

STUDNICKA, F. K., 1895. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirns der Cranioten. *Sber. K. böhm. Ges. Wiss.*, Math. Naturwiss. classe, Prague, **33** : 42 p.

SUMI, R., 1926 *a*. — Uber die Sulci und Eminentiae des Hirnventrikels von *Diemictylus pyrrhogaster*. *Folia anat. jap.*, Tokyo, **4** : 375-388.

— 1926 *b*. — Uber die Morphogenese des Gehirns von *Hynobius nebulosus*. *Folia anat. Jap.*, Tokyo, **4** : 171-270.

TEISSIER, G., 1934. — Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Act. Sc. Ind.*, **95** : 1-39.

— 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** : 14-53.

— 1961. — Choix des paramètres définissant une relation structurale linéaire dans la pratique biométrique. *Biométr.-Praxim.*, **2** : 137-158.

Thireau, M., 1975 *a*. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 297, Zool. 207 : 467-482.

— 1975 *b*. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. II. Relations interspécifiques. *Bull. Mas. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 297, Zool. 207 : 483-501.

— 1975 *c*. — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 297, Zool. 207 : 503-535.

— 1975 *d*. — Variabilité dans l'analyse volumétrique de l'encéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata). *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, **100** : 375-384.

— 1975 *e*. — Données sur la variabilité volumétrique dans l'analyse de l'encéphale d'*Hydromantes italicus* Dunn (Amphibia, Caudata). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 322, Zool. 229 : 1065-1080.

— 1976. — L'encéphalisation chez les Urodèles. I. Analyse volumétrique de l'encéphale et de ses étages : recherche d'un lot d'espèces de « base ». *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 378, Zool. 266 : 527-544.

— 1977. — Analyse volumétrique comparée de l'encéphale, et en particulier du télencéphale des Amphibiens Urodèles. Thèse de Doctorat d'État : ix + 230 p.

Thorn, R., 1969. — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. P. Lechevalier, Paris, iv + 376 p.

Wächtler, K., 1966. — Die Verbreitung von lysosomalen Enzymen im Urodelengehirn. Ein Beitrag zur Chemoarchitektonic des Zentralnervensystems niederer Wirbeltiere. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **174** (1-2) : 1-52.

Zuckerkandl, E., 1908. — Das Jacobsonsche Organ. *Anat. Hefte*. II Abt. *Ergebn. Anat. Entw-Gesch.*, **18** : 801-843.

— 1910. — Uber die Wechselbeziehung in der ausbildung des jacobsonschen organs und des riechlappens nebst bemerkungen über das jacobsonsche organ der Amphibien. *Anat. Hefte*. I Abt. *Arb. anat. Inst. Wiesbaden*, **41** (1-2) : 1-73.

Manuscrit déposé le 6 février 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section A, nº 3 : 757-774.

Étude taxinomique et éco-éthologique d'un Amphibien des petites Antilles : *Leptodactylus fallax* Müller, 1926 (Leptodactylidae)

par Jean Lescure *

Résumé. — *Leptodactylus fallax* Müller est une espèce endémique des petites Antilles qui a vécu à la Martinique et à Saint-Kitts et ne vit plus que sur la côte est de la Dominique et à Montserrat. Il se distingue de *L. pentadactylus* par son chant, son mode de reproduction particulier, la coloration ventrale très pâle et uniforme et chez le mâle l'absence d'épines sur la poitrine.

L'histoire taxinomique de l'espèce est retracée, le type est redécrit, la coloration chez le vivant est précisée. L'appel sexuel et le cri de détresse sont analysés et comparés à ceux de *Leptodactylus stenodema* et *L. pentadactylus*.

L. fallax dépose une vingtaine d'œufs dans un nid d'écume placé dans un terrier, loin de tout point d'eau ; le têtard, qui est très long (110,5 mm dont 98,5 mm pour la queue au stade 42), y vit jusqu'à la métamorphose sur ses réserves vitellines.

Le régime alimentaire étudié d'après 60 contenus stomacaux consiste principalement en Orthoptères (Grillons), Coléoptères (Scarabéidés), Opilions, Iules, Gastéropodes et Crabes.

Abstract. — *L. fallax* Müller is an endemic species of Lesser Antilles that has lived at Martinica and St Kitts and lives only now on East coast of Dominica and Montserrat. It is distinguishable from *L. pentadactylus* by its call, its particular reproduction, the very pale ventral coloration and the absence of male breastspines.

The taxonomic story is summarized, the type is redescribed, the living coloration is noticed. The mating and destress calls are analysed and compared with those of *L. pentadactylus* and *L. stenodema*.

L. fallax lays near twenty eggs in a foam nest at bottom of a burrow far from all water. The tadpole, very long (st. 42, total length : 110,5 mm, tail : 98,5 mm), lives there on its vitellus until metamorphosis.

The food, studied from 60 stomach contents, includes principally : Orthoptera (Gryllidae), Coleoptera (Scarabeidae), Opilions, Diplopods, Gasteropods and Crabs.

La faune des petites Antilles entre Trinidad et Porto Rico est pauvre : les espèces sont peu nombreuses et distribuées au hasard parce que, à l'exception de Trinidad séparé récemment du continent sud-américain et peut-être de Porto Rico, ces îles, qui sont des sommets d'une chaîne de volcans d'origine sous-marine ou des plateaux coralliens, n'ont, à notre connaissance, jamais été reliées au continent.

Cette faune est très menacée par le peuplement massif des Antilles depuis le XVIIe siècle et l'introduction d'éléments perturbateurs comme la Mangouste. Un bon nombre d'espèces

* *Laboratoire Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.*

de Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Amphibiens ont déjà disparu ou sont en voie de disparition.

L'Amphibien Anoure *Leptodactylus fallax* Müller, 1926, est un représentant caractéristique de cette faune antillaise : c'est une grosse « Grenouille » terrestre qui ne subsiste plus qu'à l'île de la Dominique, située entre la Martinique et la Guadeloupe, et à Montserrat au nord d'Antigua. Nous avons pu le récolter et l'étudier au cours de quatre brefs séjours à la Dominique. Le têtard qui est décrit ci-dessous nous a été très aimablement prêté par l'American Museum.

HISTORIQUE

Le plus ancien texte que l'on connaisse sur *Leptodactylus fallax* est sans doute la citation de son nom caraïbe (une onomatopée du cri) dans le dictionnaire Caraïbe-françois du Père Breton (1665) : « Hoüa, Crapaux, on les mange à la Martinique comme des Grenouilles et ils se trouvent bons ». Les pages consacrées peu de temps après aux « estranges grenouilles de la Martinique » par un bon naturaliste, le Père du Tertre (1667), sont bien plus intéressantes. L'espèce devait être très commune à ce moment-là en Martinique car l'auteur de l'Histoire générale des Antilles décrit les nids d'écume déposés dans des souches d'arbres à moitié pourris et contenant 6 à 12 œufs « couleur d'orange ».

Le Crapaud des Antilles, ainsi nommé parce qu'il est « vêtu comme les crapauds d'Europe » (Père Labat, 1722), devient célèbre à cause de sa chair « blanche, tendre et délicate » et il aura droit à un paragraphe dans l'Encyclopédie méthodique de Diderot (1754).

Daudin (1803 *a* et *b*) a rapporté dubitativement le Crapaud des Antilles à sa *Rana grunniens*, qui n'est pas, comme il le croyait plus ou moins, la grenouille américaine (*Rana grylio* Stejneger) décrite par Bartram dans son voyage en Caroline et en Floride (1799), mais une espèce asiatique qui a été révisée par Duméril et Bibron (1841).

Plusieurs contemporains de Daudin ont suivi sa nomenclature. Ainsi *Rana gruniens* Moreau de Jonnès, 1818, qui se rapporte exclusivement au *Leptodactylus* vivant en Martinique, aurait pu désigner une espèce qui n'était pas encore nommée mais il s'agit seulement d'une orthographe incorrecte subséquente de *Rana grunniens* Daudin auquel l'auteur de la Monographie de la Couleuvre Couresse des Antilles (1818) se réfère explicitement.

Duméril et Bibron (1841) avaient deux spécimens de *L. fallax* dans leur collection, l'un avait été rapporté de l'île de la Dominique par Mme Rivoire, l'autre des Antilles par Moreau de Jonnès. Ils les classèrent, à juste titre, dans le genre *Cystignathus* (= *Leptodactylus*) mais les déterminèrent comme des *C. ocellatus* (L.). Les auteurs de l'Erpétologie générale désignaient principalement sous ce nom l'espèce figurée sur la planche 75 (n° 1) du tome I de Seba (1734), c'est-à-dire ce que nous nommons actuellement *L. pentadactylus* (Laur.).

Günther (1858) a suivi la classification de Duméril et Bibron. Il avait en sa possession un exemplaire de *L. fallax* de la Dominique qui provenait de l'achat d'une collection du Révérend Guilding, Directeur du Jardin botanique de l'île de Saint-Vincent, et que celui-ci, inspiré sans doute par le Père Larat, avait appelé : *Rana delicatissima*. Ce premier

nom donné à *L. fallax* est un *nomen nudum* car, à notre connaissance, il n'a jamais été publié avec une quelconque description, mais il est simplement cité dans la liste du matériel du Révérend Guilding inscrite dans un ouvrage manuscrit, le Catalogue des achats du British Museum (1837.3.15.1 to 1845.3.15.10).

Fig. 1. — *Leptodactylus fallax* de l'île de la Dominique. (Photo Bonnetier-Lescure.)

ÉTUDE TAXINOMIQUE

Leptodactylus fallax Müller

Le Crapaud des Antilles Le Romain, *in* : Encyclopédie méthodique, 1754 : 434.
Rana grunniens Daudin (partim), 1803 *a* : 66 ; 1803 *b* : 127 ; Cloquet, 1821 : 413 ; Bory de Saint-Vincent, 1825 : 498.
Rana gruniens Moreau de Jonnès, 1818 : 5 (erreur pour *R. grunniens* Daudin).
Cystignathus ocellatus (partim) — Duméril et Bibron, 1841 : 400 ; Günther, 1858 : 27.
Rana delicatissima Guilding *in* Günther, 1858 : 27 (*nomen nudum*).
Leptodactylus pentadactylus (partim) — Boulenger, 1882 : 242 ; Günther, 1888 : 362 ; Barbour, 1914 : 251 ; Nieden, 1923 : 473.
Leptodactylus dominicensis Müller, 1923 : 49 (non *Leptodactylus dominicensis* Cochran, 1923).

Leptodactylus fallax Müller, 1926 : 200 (*nomen novum* pour *Leptodactylus dominicensis* Müller, 1923) ; Barbour : 1930 *a* : 76 ; 1930 *b* : 80 ; 1935 : 97 ; 1937 : 107 ; Dunn, 1934 : 110 ; Gorham, 1966 : 128 ; 1974 : 62 ; Schwartz et Thomas, 1975 : 44.
Leptodactylus ? pentadactylus — Heyer, 1974 : 42.

Diagnose. — *Leptodactylus* du groupe *pentadactylus*, de grande taille (111-149 mm), avec deux plis dorso-latéraux faiblement marqués et ne commençant pas immédiatement en arrière de l'œil, un pli supratympanique court bifurquant brusquement vers l'angle de la mâchoire, des spinules particulièrement sur les pattes postérieures et dans la région postérieure du dos, une face inférieure non pigmentée. Pustules du dos ou des flancs moins nombreux et moins globuleux que chez *L. pentadactylus* et *L. labyrinthicus*. Présence d'un prépollex corné et absence d'épines sur la poitrine chez le mâle. Chant caractéristique, différant notamment de ceux de *L. pentadactylus* et *L. stenodema*. Reproduction particulière : nid d'écume déposé dans un terrier loin de tout point d'eau, une vingtaine de très longs têtards y vivant sur leurs réserves vitellines jusqu'à la métamorphose.

Redescription de l'holotype, ZSM 258/1909 ♀

Tête plus large que longue. Museau arrondi et large, distance des narines au museau nettement moindre que celle qui sépare les narines et presque deux fois plus petite que celle qui sépare les narines de l'œil. Canthus rostralis distinct, région loréale très concave et descendant très obliquement. Diamètre de l'œil à peu près égal à la distance de l'œil aux narines mais presque double du diamètre du tympan. Espace interorbitaire aussi large qu'une paupière supérieure. Tympan un peu plus ovale que circulaire et entouré d'un petit bourrelet. Pli supratympanique partant du bord postérieur de la paupière supérieure et bifurquant tout de suite après le tympan en direction de l'angle des mâchoires, branche supérieure prolongée sur les flancs par un autre pli à peine visible. Dents vomériennes groupées en deux séries, en forme d'accents circonflexes, situées un peu en arrière des choanes. Langue cordiforme mais avec plusieurs petites crénelures au lieu d'une seule échancrure à l'arrière.

Premier doigt plus long que le deuxième qui est plus court que le quatrième. Extrémité des doigts lisse, plus épaisse et plus arrondie que chez *L. pentadactylus*. Franges latérales distinctes mais peu marquées. Tubercules sous-articulaires larges et arrondis. Tubercule métacarpien interne, situé à la base du premier doigt, très saillant latéralement, ovale et volumineux (sa hauteur égale celle du tympan). Tubercule métacarpien externe, large, plat et bifide.

Talon atteignant l'œil. Orteils longs avec des extrémités moins épaisses que celles des doigts, franges latérales distinctes, tubercules sous-articulaires coniques. Petits rudiments de palme. Tubercule métatarsien interne, ovale, bien développé et saillant latéralement, tubercule métatarsien externe beaucoup plus petit et circulaire. Pli tarsien distinct mais à peine caréné.

Peau d'apparence lisse mais finement chagrinée sur la tête et le dos, parsemée de nombreuses petites spinules au bas du dos et sur la face supérieure des cuisses et des jambes, striée avec quelques pustules sur les flancs, lisse sur la face ventrale sauf dans la partie postérieure de la face inférieure de la cuisse où elle est granuleuse.

Deux plis dorso-latéraux, commençant en arrière des tympans, précédés chacun d'une pustule et se terminant en avant de l'aine, à la hauteur de la vertèbre sacrée.

Coloration dorsale brune ; bandes transversales des cuisses, des jambes et des pieds, plis et taches des flancs plus foncés. Face postérieure des cuisses brune mouchetée de blanc. Région inférieure des flancs jaunâtre, gorge brun très clair, ventre brun jaunâtre.

Variations

Le paratype ZSM 259/1909 est aussi une femelle ; il est un peu plus petit que l'holotype mais en diffère très peu : les pustules sont plus nombreuses sur les flancs et sont présentes au bas du dos, les franges latérales des doigts et des orteils sont plus visibles, les rudiments de palme atteignent le premier tubercule sous-articulaire ; les couleurs sont mieux conservées. L'holotype et le paratype sont en bon état.

Les variations individuelles chez *L. fallax* (♂ et ♀) portent sur le plus ou moins grand nombre de pustules sur les flancs et dans la partie postérieure du dos, la densité des spinules sur la face dorsale et leur présence dans la région loréale, le pli dorso-latéral plus ou moins fragmenté, ainsi que la dimension, la position et le nombre de taches noires sur les flancs. Les rudiments de palme des orteils sont souvent plus faibles que chez l'holotype. Les exemplaires conservés depuis peu de temps dans l'alcool ont généralement le pli tarsien plus caréné, les franges latérales des doigts et des orteils plus distinctes.

Les mâles ont un prépollex muni d'un éperon corné noir.

Coloration chez le vivant

Face dorsale brun clair ou brun jaunâtre (plages plus claires : brun verdâtre). Chez les adultes, présence fréquente d'une bande transversale interorbitaire un peu plus sombre, en forme de chevron ou d'accent circonflexe renversé ; chez les jeunes, les deux branches du chevron ne sont pas encore fusionnées. Une bande transversale et deux taches brunes aux contours mal définis sont situées respectivement au milieu et au bas du dos.

Présence d'une bande noire le long du canthus rostralis se prolongeant au milieu de l'œil et sur le pli supratympanique ; yeux dorés au-dessus de la bande noire et cuivrés en dessous ; 4-5 taches noires auréolées de blanc, plus ou moins reliées entre elles, en bordure de la paupière inférieure.

Cinq ou six petites taches noires le long de la lèvre supérieure, la première triangulaire, les trois autres semi-circulaires, les deux dernières plus plates, plus estompées et souvent fusionnées. Lèvre inférieure très rarement tachetée, tympan noisette entouré d'une bande claire (fig. 1).

Flancs brun jaunâtre avec parfois de larges plages saumon ou orange clair dans leur partie inférieure. Aine et aisselle incolores. 4-5 taches noires sur les flancs, derrière l'épaule et avant l'aine ; petites taches noires oblongues le long du pli dorso-latéral et dans son prolongement le long de l'ilium. Les taches noires sont auréolées de vert doré (Saint-Joseph, 17.XII.1970).

Bandes transversales noires avec une bande intercalaire un peu plus claire sur la face supérieure des cuisses et des jambes. Présence parfois d'une ou deux bandes semblables sur la face supérieure de l'avant-bras. Face postérieure des cuisses noire marbrée de blanc.

Face ventrale du corps blanche, gorge un peu violacée chez les mâles.

Tableau I. — Mesures de *Leptodactylus fallax*.

	N	L (X) (mm)	σ	min.-max. (mm)	P (g)	σ	min.-max. (g)
♂	21	128,00	± 10,46	111-143	209,48	± 51,11	110-247
♀	22	133,23	± 9,61	112-149	238,05	± 65,17	123-400

L (X) : valeur moyenne calculée de la longueur ; σ : écart-type ; min.-max. : valeurs extrêmes mesurées ; P : valeur moyenne calculée du poids frais.

Différence avec *Leptodactylus pentadactylus*

Il est possible qu'on donne actuellement le nom de *L. pentadactylus* à plusieurs espèces : je pense ainsi que *L. labyrinthicus* (Spix) du sud-est du Brésil est une espèce distincte de *L. pentadactylus* (Laur.), notamment par la présence de nombreuses et grosses pustules sur le dos et par la formule denticulaire du têtard.

Je comparerai *L. fallax* avec des *L. pentadactylus* provenant de Guyane. Le modèle de la planche de Seba, qui a servi de référence à Laurenti, est sans doute originaire de la région guyanaise.

Les mâles de *L. pentadactylus* ont des épines sur la poitrine en plus du prépollex corné, noir.

Chez *L. pentadactylus* les plis dorso-latéraux sont plus distincts ; ils commencent derrière l'œil et se terminent au-delà de la région de la vertèbre sacrée. Le pli supratympanique, très épais, est doublé d'une bande noire qui se continue sur les flancs et se prolonge par quelques taches noires ; il n'y a généralement pas de branche inférieure bifurquant brusquement vers l'angle des mâchoires. 3 à 5 bandes transversales strient le dos ; la bande interorbitaire n'est pas en forme de chevron.

Le nez est plus camus que chez *L. fallax* ; la région loréale, nettement moins concave, est de teinte plus sombre, à tel point que la couleur dorsale plus claire finit en pointe entre les deux premières taches des lèvres supérieures ; les autres taches, également plus grandes, strient un peu les faces latérales de la tête ; des taches analogues existent sur les lèvres inférieures.

Les doigts sont plus minces, les rudiments de palme aux orteils sont un peu plus développés, particulièrement entre les trois premiers orteils.

La peau présente beaucoup moins de spinules mais davantage de pustules globuleuses dans la région du dos et sur les flancs.

La coloration de la face dorsale et des flancs est généralement brun rougeâtre (brun plus clair ou brun jaune en Amazonie du Nord-Ouest). Les régions de l'aisselle et de l'aine sont rougeâtres (brun jaune en Amazonie du Nord-Ouest). La partie inférieure des flancs et toute la face inférieure sont brun noir marbré de blanc ou de jaune clair. La face supérieure des cuisses est comme chez *L. fallax* striée de barres brun sombre ; leur face postérieure est noire, mouchetée de blanc, rouge ou jaune verdâtre (Amazonie du Nord-Ouest).

Les spinules paraissent plus nombreuses chez un *L. pentadactylus* photographié *in* Heyer (1970).

Distribution géographique

On ne saura jamais si le *Leptodactylus* sp. qui vivait en Martinique (du Tertre, 1667 ; Moreau de Jonnès, 1818) était identique à celui de l'île de la Dominique ou s'il en différait au niveau subspécifique ou spécifique. Le Muséum de Paris possède un exemplaire de *L. fallax* (MNHNP 4487) qui a été rapporté des Antilles par Moreau de Jonnès. Ce naturaliste a été le dernier auteur à témoigner de la présence du *Leptodactylus* en Martinique mais il a voyagé aussi dans les autres îles des petites Antilles et notamment en Dominique. Nous ne pouvons donc pas donner plus de précision sur l'origine du spécimen MNHNP 4487.

Il est cependant vraisemblable que l'espèce de la Dominique est la même que celle qui a vécu en Martinique car elle a peuplé ou peuple encore d'autres îles des petites Antilles : Saint-Kitts et Montserrat (Pinchon, 1967 ; Gatten et Brooks, 1969 ; Thomas et Schwartz, 1975).

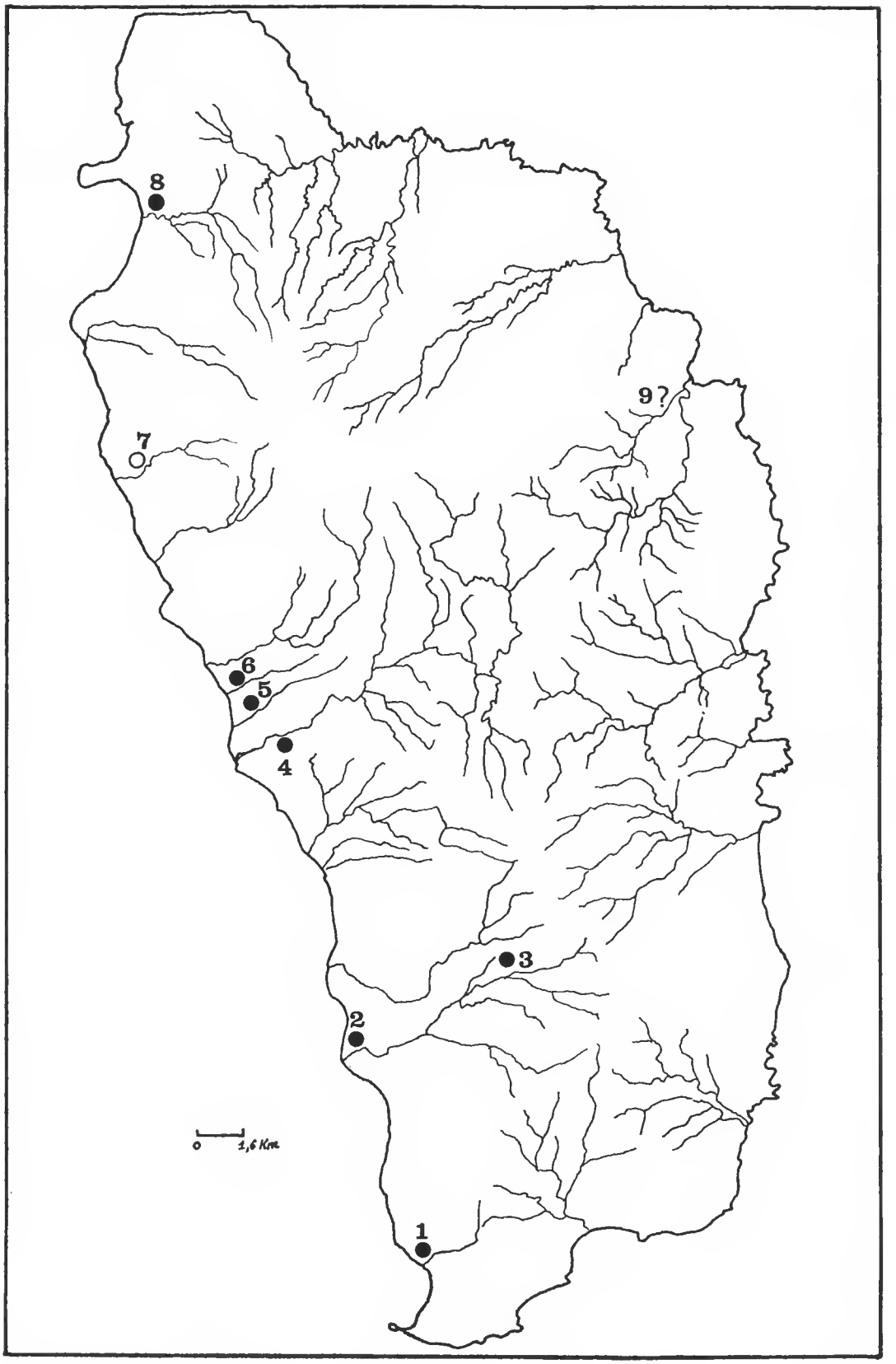
Si l'on considère donc que le Crapaud des Antilles était représenté par une seule espèce, *Leptodactylus fallax*, dans les petites Antilles, il nous faut préciser sa distribution géographique après examen des diverses citations de la littérature.

Barbour (1914, 1930 *a* et *b*, 1935, 1937) écrit que l'espèce vit à la Dominique, Saint-Kitts et Sainte-Lucie. Le Museum Comparative of Zoology possède 4 exemplaires de *L. fallax* qui ont été rapportés de Saint-Kitts (appelé aussi Saint-Christophe), en 1879 et 1881 : ce sont les seuls spécimens connus de cette île. L'espèce a sans doute cessé d'y vivre maintenant.

Il n'y a aucun *Leptodactylus* provenant de l'île de Sainte-Lucie dans les collections des Muséums d'Histoire naturelle. Nous ignorons d'où et de qui Barbour tenait cette information. A ma connaissance, les anciens auteurs n'ont jamais signalé son existence en cette île. Personnellement, je n'ai jamais entendu parler de la présence d'un *Leptodactylus* à Sainte-Lucie (renseignements recueillis auprès de gens qui y vivent et qui connaissaient le Crapaud de Dominique). Dans un Catalogue des entrées du Muséum de Paris rédigé entre 1839 et 1862 (Archives n° 41 du laboratoire de Zoologie, Reptiles et Amphibiens) il est signalé une peau de *Cystignathus ocellatus* dans un lot de Reptiles et Amphibiens envoyés de Sainte-Lucie par M. Bonnecour, les 26 janvier 1850 et 11 janvier 1851. Cette peau de *Leptodactylus* provenait-elle vraiment de Sainte-Lucie ou venait-elle de la Dominique et fut-elle expédiée ensuite de Sainte-Lucie ? Nous ne le saurons jamais et cette peau n'existe plus dans les collections du Muséum de Paris.

Barbour (1930 *a* et *b*, 1935, 1937) ajoute la Guadeloupe à l'aire de distribution de *L. fallax*. Suivant le témoignage formel du Père du Tertre (1667) « l'on ne trouve point de ces grenouilles dans la Guadeloupe », l'espèce n'y a jamais été récoltée et, à mon avis, n'y a jamais existé.

Dunn (1934) signale la présence de *L. fallax* à Antigua d'après un spécimen du British Museum classé comme *Cystignathus fuscus* par Günther (1858). Cet exemplaire monté (adult : stuffed), qui était peut-être un jeune *L. fallax*, n'est apparemment plus dans les collections du British Museum, où je l'y ai cherché en vain. Il nous est donc impossible de vérifier l'identité et l'origine de cet exemplaire, qui aurait pu provenir de l'île voisine de Montserrat car Antigua, île d'origine corallienne, ne semble pas présenter les biotopes propices à *L. fallax*. Actuellement, l'espèce n'y existe pas (Lynn, 1957).


8
9?
7
6
5
4
3
2
1
0 1,6 Km

Barbour (1937) signale que des *L. fallax* ont été introduits à Porto Rico en 1929 et 1932 ; ces essais d'implantation ont apparemment échoué comme ceux tentés à la Martinique dans les vingt dernières années. *L. pentadactylus* vit à Trinidad, *L. fallax* n'y vit pas ; le spécimen MCZ 8663 qui était déterminé comme un *L. fallax* est un *L. pentadactylus*. Une erreur de traduction du mot « Dominica » dans les « Amphibiens vivants du Monde » de Cochran (1965) a fait écrire que *L. fallax* était une espèce de Saint-Domingue au lieu de la Dominique.

Duméril et Bibron (1841) ont été les premiers à révéler la présence de *L. fallax* à la Dominique mais ils déterminèrent leurs deux spécimens *Cystignathus ocellatus*. Günther (1888) cite l'espèce de Laudat (haute vallée de la rivière Roseau). En fait, *L. fallax* est distribué le long de la côte caraïbe, qui est nettement moins pluvieuse que la côte atlantique, dans les vallées et les falaises qui dominent celles-ci : falaises au-dessus du village de Souffrière, un des secteurs les plus secs de l'île, vallées des rivières Roseau, Layou, Saint-Joseph, Colihaut et des environs de Portsmouth. Il est absent de la côte atlantique (fig. 2), mais le nom de rivière « Crapaud Hall » donné à un cours d'eau au nord-est de l'île pourrait indiquer que l'espèce a vécu autrefois dans cette zone.

ÉCO-ÉTHOLOGIE

Biotope et chant

L. fallax est une grosse « grenouille » terrestre qui vit moins dans la forêt dense humide que dans les bois, les broussailles ou les plantations à flanc de colline ; moins crépusculaire que *Bufo marinus*, il gîte dans des terriers pendant la journée et sort la nuit pour chasser.

Les mâles lancent leurs cris dès que la nuit est tombée quand le temps est pluvieux. Je les ai entendus en haut des falaises et dans les vallées boisées et escarpées, en avril-juillet comme en août-septembre. Ils sont plus silencieux en février-mars pendant la courte saison sèche (le « carême » des Antilles). A ce moment-là, on trouve l'espèce davantage au fond des vallées, le long des cours d'eau.

L'appel sexuel de *L. fallax* (fig. 3 a) a sans doute une signification territoriale car les animaux qui chantent sont toujours isolés et éloignés les uns des autres. Il est lancé à peu près toutes les secondes (1 à 1,3 s) à la cadence de 42 par minute et dure 0,18 à 0,2 s. La fréquence dominante se situe entre 500 et 1 500 Hz avec six éléments donnant un effet de roulade.

Cet appel est bien différent de celui de *L. pentadactylus* (fig. 3, c) qui dure 0,2 s mais est lancé toutes les 1,3 s (parfois 1,5 s) à la cadence de 40 par minute avec une fréquence

---

Fig. 2. — Répartition de *L. fallax* dans l'île de la Dominique. 1 à 6 et 8, localités de récolte : 1, Souffrière ; 2, Roseau ; 3, Laudat ; 4, rivière Layou ; 5, Saint-Joseph ; 6, rivière Mero ; 8, environs de Portsmouth. 7, localité citée par des témoins : Colihaut. 9, localité ancienne indiquée par son nom patronymique : rivière Crapaud Hall.

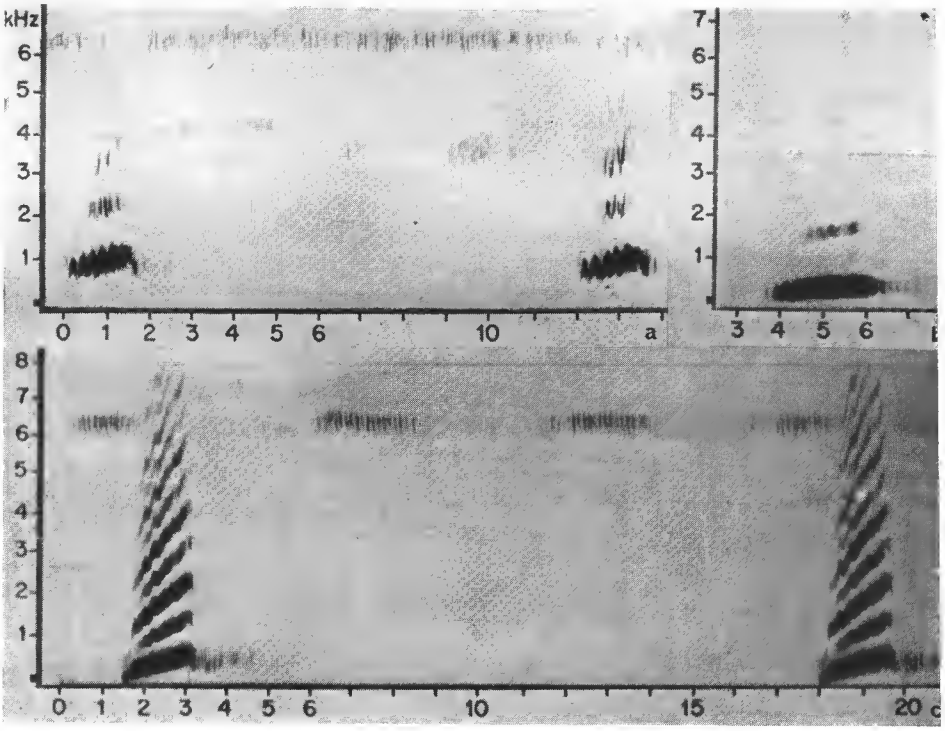


Fig. 3. — Appels sexuels de *Leptodactylus fallax* (a), *L. stenodema* (b) et *L. pentadactylus* (c).

dominante entre 0 et 800 Hz, et sans effet de roulade. *L. pentadactylus* ne chante qu'au début de la saison des pluies ou, parfois, après la courte période de sécheresse qui interrompt celle-ci (le petit été de mars en Guyane). Il lance ses appels, qui ressemblent un peu à des aboiements, dès la nuit tombée et même pendant la journée après les premières grosses pluies. Quelques individus chantent dès la moindre ondée à la fin de la saison sèche d'où le nom créole de « Appelle la pluie ».

Le chant de *L. pentadactylus* n'est pas émis exactement entre les mêmes fréquences à Costa Rica (200-600 Hz), Panama (200-450 Hz) et Santa Caecilia en Équateur (425-800 Hz) qu'à Cayenne.

Le cri de pluie de *L. pentadactylus*, que j'ai enregistré la nuit du 10 janvier 1970 pendant une grosse pluie, au début de la saison humide, alors que l'animal était au sec dans un sac plastique déposé sur le plancher d'une case en bois recouverte d'un toit de tôle, est émis entre 200 et 500 Hz. On n'entendait pas de chant de l'espèce dans les environs (fig. 4, b).

L. stenodema lance son cri du fond d'un terrier sous un rocher ou sous une souche d'arbre, pendant les journées ensoleillées de la saison des pluies. Un phénomène de résonance masque les huit éléments du chant qui dure 0,25 s et dont la fréquence dominante se situe entre 200 et 800 Hz (fig. 3, b).

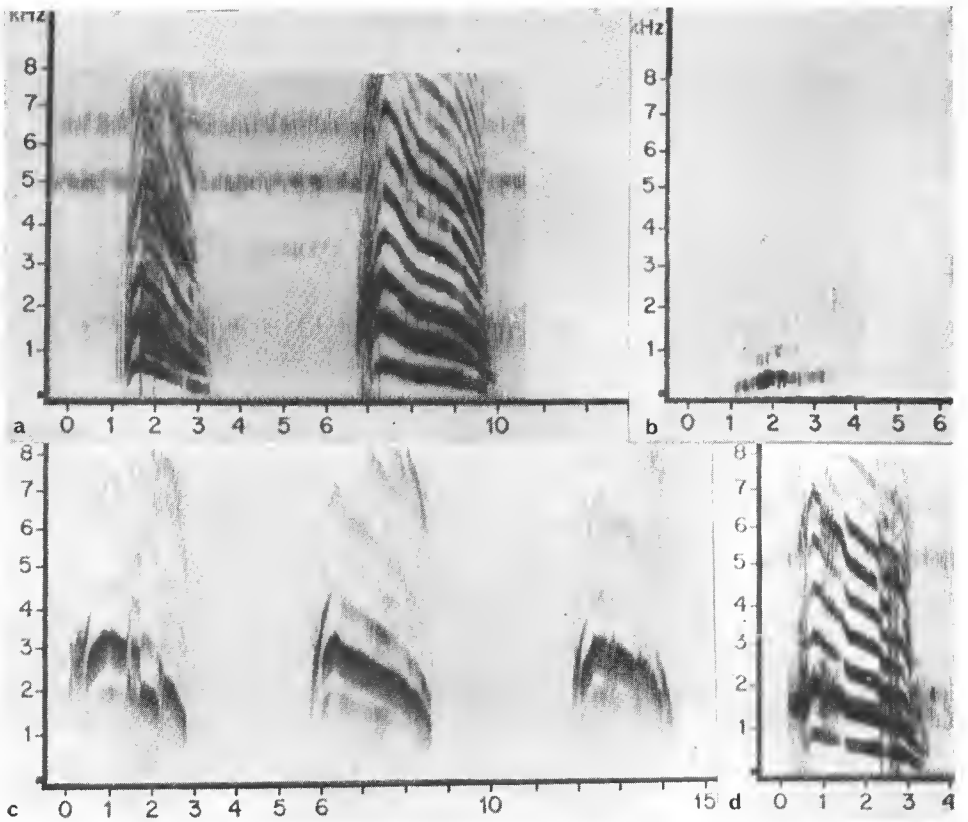


Fig. 4. — Cris de détresse de *L. fallax* ♀ (a) et ♂ (c). Cris de pluie (b) et de détresse (d) de *L. pentadactylus* ♂.

Tout en étant de même style que l'appel sexuel, le cri de détresse de *L. fallax*, qui est lancé aussi bien par les femelles que par les mâles, en est bien différent : il est plus long (0,2 à 0,3 s), émis à des intervalles plus courts (0,3 à 0,4 s) et avec des variations de fréquence plus importantes (fig. 4, a et b). Les dissemblances entre les cris de détresse des deux sexes ne sont pas forcément significatives de chaque sexe mais sont sans aucun doute d'ordre individuel. La similitude entre les cris de détresse de *L. pentadactylus* et *L. fallax* est plus forte qu'entre leurs appels sexuels (fig. 4 d) [1].

Reproduction

D'après les témoignages reçus et mes récoltes, les accouplements sont plus nombreux d'avril à juillet, après la saison sèche. Des couples ont été capturés, à cette époque-là, hors des terriers, dans les sous-bois humides.

1. L'analyse des chants a été effectuée par un Sonagraph Kay Electric Cie, Model 6061 A (filtre d'analyse : 300 Hz) pour la fréquence en fonction du temps. L'appareil utilisé pour l'enregistrement était un magnétophone Uher 4000 Report L.

La reproduction a lieu dans des terriers, à n'importe quelle distance des points d'eau. J'en ai vu un qui avait abrité un nid d'écume : il était long d'environ 0,50 m, profond de 0,20 à 0,30 m et situé à la lisière d'un bois qui dominait la ville de Roseau. Aucun nid d'écume placé dans des souches, et sans doute plus visible, ne m'a jamais été signalé. Les habitants de la Dominique trouvent très rarement le nid d'écume : un cultivateur de Souffrière m'a dit en avoir découvert un en déterrant un pied de bananier dans sa plantation située à flanc de colline ; il contenait une vingtaine d'œufs. Le nid trouvé par un enfant le 14 août 1969 à Roseau avait 24 têtards dans l'écume et un adulte à côté. Après deux jours d'observations, la masse écumeuse avec les têtards et l'adulte furent remis dans leur gîte. Un habitant de Colihaut m'a dit qu'il avait vu dans un trou « un gros Crapaud avec des petits ». Un des parents « garde » sans doute le nid. Cohabite-t-il quelque temps avec les jeunes métamorphosés ? Ce serait surprenant quand on connaît la voracité de ces animaux.

Description du têtard

N° AM 97940. Dominique. Coll. Donn. Rosen, 6/77. Stade 42 de Gossner (1960). Longueur totale : 110,5 mm dont 92,6 pour la queue (fig. 5). Les quatre membres sont complètement formés mais le sac vitellin est encore important.

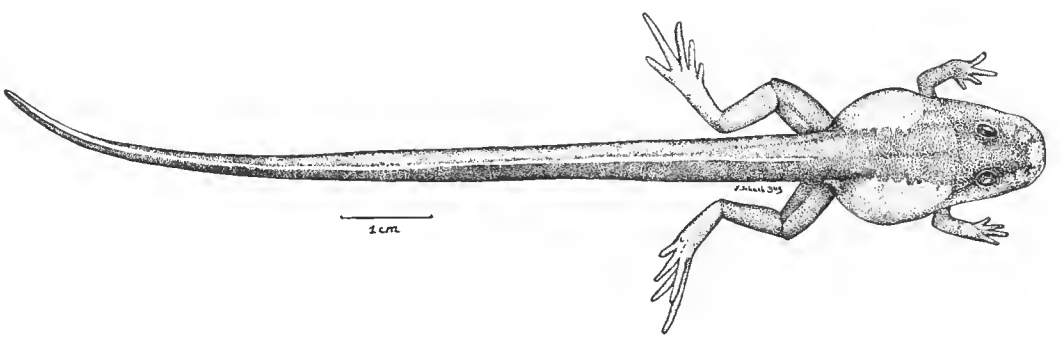


Fig. 5. — Têtard de *L. fallax*

La partie antérieure du corps est large et aplatie, la face dorsale de la tête bien pigmentée ; les narines sont distinctes, les yeux plutôt petits (d = 2,6 mm) et en position latérale ; le tympan n'est pas visible.

La bouche est en complète transformation : elle est encore située ventralement et délimitée par des lèvres « larvaires » dont les bords latéraux et postérieurs sont ornés d'une double rangée de papilles ; elle est dépourvue de becs mais une rangée de dents est encore discernable et la langue, fixée sur le maxillaire inférieur, est déjà formée. On ne distingue nullement les structures de la voûte et du plancher buccal décrites chez un têtard du type IV d'Orton par Wasserssug (1976). On ne peut donc pas affirmer que l'absence de ces structures, des becs et des rangées de denticules, provient d'une adaptation à un mode de vie confiné et à l'absence d'activité prédatrice du têtard qui ne vit que dans le nid d'écume, ou de son stade avancé.

La queue, qui n'a pas encore régressé (4/5 de la longueur totale), est légèrement plus

haute que la tête, très musculeuse, et munie de nageoires très rudimentaires. La hauteur des nageoires supérieure et inférieure est respectivement de 0,5 et 0,2 mm alors que la partie musculeuse est haute de 5,8 mm.

Les quatre pattes sont déjà bien formées, les franges latérales des doigts et des orteils sont visibles, les rudiments de palmure des orteils, les tubercules sous-articulaires, métacarpiens et métatarsiens sont discernables.

L'anus, médian, est encore un tube externe situé entre la queue et les pattes postérieures.

Les membres, la face dorsale du corps (excepté la région du sac vitellin), la face ventrale de la tête et la partie musculeuse de la queue sont bruns.

Le têtard de *L. fallax* est le plus long des têtards connus de *Leptodactylus* : il est deux fois plus long que ceux de *L. rugosus* (L = 56,6 mm d'après la légende, *in* Heatwole *et al.*, 1965) et de *L. labyrinthicus* (L = 62,5 mm au st. 39).

Tableau II. — Analyse des contenus stomacaux.

Types de proies	Analyse quantitative N	Analyse quantitative %	Degré de présence N	Degré de présence %
Insectes :				
Orthoptères	69	19,22	48	75,00
Eleuthéroptères	1	0,28	1	0,15
Dermaptères	10	2.79	8	1,25
Coléoptères	66	18,38	32	50,00
Lépidoptères (Chenilles)	5	1,39	5	0,78
Hyménoptères (Fourmis)	16	4,46	6	0,93
Diptère (larve)	1	0,28	1	0,15
Hétéroptères	3	0,83	3	0,46
Arachnides :				
Aranéides	4	1,11	3	0,46
Opilions	76	21,17	23	35,93
Myriapodes :				
Diplopodes	35	9,75	20	31,25
Chilopodes	3	0,83	3	0,46
Crustacés : Décapodes	19	5,29	16	25,00
Mollusques : Gastéropodes	42	11,70	20	31,25
Vers : Oligochètes	1	0,28	1	0,15
Vertébrés :				
Batraciens	7	1,95	6	0,93
Chiroptères	1	0,28	1	0,15
Total	359	99,99		

Tableau III. — Orthoptères et Coléoptères contenus dans les estomacs (analyse quantitative).

	Nombre	Pourcentage
Orthoptères :		
Tettigoniidae	6	8,69
Gryllidae	55	79,71
Acrididae	8	11,59
Total	69	99,99
Coléoptères :		
Hydrophilidae	1	1,51
Scarabeidae	43	65,15
Bostrichidae	1	1,51
Tenebrionidae	2	3,03
Dermestidae	1	1,51
Elateridae	5	7,58
Curculionidae	10	15,15
Carabidae (Scaritinae)	1	1,51
Non déterminable	2	3,03
Total	66	99,98

Alimentation

Soixante-quatre *L. fallax* de 50 à 150 mm ont été capturés la nuit, de 21 h à 1 h du matin, aux environs de Saint-Joseph (vallées des rivières Saint-Joseph et Layou) et à diverses époques de l'année (mars, avril, août, septembre) pour inventorier leurs contenus stomacaux. Sur les 68 spécimens disséqués, quatre avaient l'estomac vide et neuf avaient des larves d'Ascaride dans leur tube digestif (détermination A. Petter).

Le régime alimentaire d'un Amphibien peut s'analyser de différentes manières. L'analyse quantitative consiste à compter le nombre d'animaux repérés dans les estomacs et à établir ensuite l'abondance relative des diverses catégories de proies vis-à-vis du nombre total de proies ingérées. Ce genre de mesure attribue autant d'importance à des proies de valeurs énergétiques très différentes. C'est pourquoi j'utilise toujours conjointement la méthode qui consiste à déterminer le nombre des estomacs renfermant telle catégorie animale et donc à en évaluer le degré de présence (Lescure, 1971). Ceci constitue, du point de vue éthologique, une mesure de l'habitude ou de la préférence de l'Amphibien pour un certain type de proie.

Les catégories de proies les plus fréquemment trouvées dans les estomacs de *L. fallax* sont les Orthoptères (Grillons), les Coléoptères (Scarabéidés), les Opilions, les Iules, les Gastéropodes et les Crabes. Par rapport au nombre de proies ingérées, l'ordre est à peu près le même (tabl. II). La plupart des Scarabéidés avalés étaient des *Phyllophaga patrueloides*, *Phyllophaga dominicensis* et *Cyclocephala tridentata* (tabl. III).

Le régime alimentaire de *L. fallax* est bien différent de celui de *Bufo marinus* en Guadeloupe. Parmi les diverses proies avalées par quatre-vingts *Bufo marinus* de grande taille (85-115 mm) capturés sur cette île, le pourcentage de Coléoptères (48,75 %) est à peu près le même que celui relevé chez *L. fallax* ; en revanche, les pourcentages des Fourmis (66,25 %), Chilopodes (48,75 %) et Blattes (25 %) sont nettement supérieurs et ceux des Grillons (38,75 %) et des Gastéropodes sont moindres.

Je n'ai trouvé que les débris d'un Crabe et d'un Batracien dans les estomacs des trois cent cinquante *Bufo marinus* de Martinique et de Guadeloupe que j'ai examinés.

Cette comparaison de l'alimentation de deux grands Anoures habitant des îles semblables confirme que ces Batraciens fréquentent des biotopes différents et n'ont pas le même comportement alimentaire. *Bufo marinus* est nettement insectivore. Il avale aussi bien de longues proies (Scolopendres, grandes Sauterelles) que des petites (Fourmis) ; il chasse souvent au voisinage des habitations (Blattes et larves de Diptères).

L. fallax a un régime plus varié et proche de celui de grands Ranidés comme *Dicroglossus occipitalis* (Lescure, 1971) ; il saisit de plus grosses proies à cause de sa plus grande taille et de son comportement de prédateur. Ce Batracien sauteur doit sans doute ouvrir largement la bouche quand il s'élance sur sa proie. Sa voracité est étonnante : j'ai trouvé dans les estomacs de cette espèce les restes d'une Chauve-Souris, des Crabes, des Scolopendres (L = 12 cm) et de grands Orthoptères. On y a découvert aussi un jeune *Boa constrictor* de 0,30 m.

Discussion

Le mode de reproduction de *L. fallax* a complètement divergé de celui des autres *Leptodactylus* du groupe *pentadactylus*. *L. pentadactylus* et *L. labyrinthicus* déposent leurs nids d'écume à côté de l'eau et leurs têtards vivent dans les mares après un bref séjour dans l'écume qu'ils ont broutée peu à peu. Le têtard de *L. rugosus* vit dans des petits torrents de montagne (Heatwole *et al.*, 1965) et j'ai trouvé les têtards aquatiques d'un *Leptodactylus* ? *rugosus* dans une petite mare temporaire, loin de tout cours d'eau, sur l'inselberg granitique de la Montagne Saint-Marcel (Guyane française).

L. fallax, qui fréquente aussi des milieux montagneux et très pauvres en étendues d'eau stagnante comme *L. rugosus* et *L. stenodema*, s'est affranchi du milieu aquatique : son têtard, qui n'est pas exposé aux risques du dessèchement d'un point d'eau temporaire, vit sur ses réserves vitellines jusqu'à la métamorphose dans un milieu liquide artificiel et sous la « garde » d'un parent. La grosse quantité de vitellus qu'exige une telle larve a été réalisée au détriment du nombre d'œufs : *L. pentadactylus* en pond un millier et *L. fallax* une vingtaine.

L'évolution du complexe *Leptodactylus-Adenomera* vers une reproduction sans phase aquatique ne s'est pas déroulée aussi linéairement qu'Heyer le pensait en 1969. Il n'y a pas de passages graduels du nid d'écume flottant sur l'eau (*Leptodactylus* gr. *ocellatus* et *melanonotus*), à côté de l'eau (*L.* gr. *pentadactylus*) et plus ou moins près de l'eau dans un terrier inondable (*L.* gr. *fuscus*) jusqu'au nid d'écume loin de tout point d'eau avec des larves non aquatiques à fortes réserves vitellines (certains *Adenomera*). *L. fallax*, qui appartient au groupe *pentadactylus*, a le même type de reproduction que *A. hylaedactyla*. Chez les Amphibiens Anoures les tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique

se sont faites dans tous les groupes systématiques et selon des modalités d'une diversité extraordinaire (Lamotte et Lescure, 1977). Aucun genre ou groupe d'espèces ne semble avoir monopolisé un moyen de reproduction particulier. Ne vient-on pas de découvrir un *Eleutherodactylus* ovovivipare (Drewy et Jones, 1976) alors que le développement dans des œufs déposés sur le sol paraissait être la règle dans ce genre ?

CONCLUSION

Les Anoures qui ont réussi à émigrer et à s'implanter au centre des petites Antilles (Sainte-Lucie à Anguilla) sont seulement des espèces à ponte terrestre se développant directement (*Eleutherodactylus*) ou par un stade larvaire non aquatique (*L. fallax*). Une ponte terrestre « gardée » par un parent a pu être transportée par une souche couverte de terre, arriver sur une île et y prospérer grâce à son indépendance vis-à-vis des étendues d'eau stagnante. Libérés de la concurrence des autres Anoures et de divers prédateurs par cette reproduction particulière, les *Eleutherodactylus* se sont multipliés en nombre et en espèces dans toutes les îles ; les *L. fallax*, moins facilement transportables à cause de leur taille, n'ont prospéré que dans certaines îles jusqu'à l'arrivée de l'homme. Quant au *Bufo marinus*, qui pullule aujourd'hui autour des habitations et dans les plantations de certaines îles, il y a été introduit par l'homme à la fin du XIXe ou au XXe siècle.

Matériel examiné

Ile de la Dominique : MNHNP 4486, coll. Mme Rivoire ; BM 1935.12.8.5, coll. Rév. Guilding (exemplaire nommé *Rana delicatissima* par Guilding) ; ZSM 258/1909, holotype ; ZSM 259/1909, paratype, coll. Othmer ; MCZ 81150-54, coll. S. Garman, Expédition Blake 1879 ; AM 97940, têtard, coll. D. Rosen ; USNM 84534-37, coll. S. Haweis ; USNM 84058 ; USNM 162244-45, coll. R. L. Zusi. — Roseau : AM 3793, coll. R. W. Miner ; MNHNP 1977-1639, juv., coll. J. Lescure. — Laudat : BM 88.9.29.42-46, BM 89.8.14.52-53, coll. Ramage. — Saint-Joseph : AM 76218-21, coll. E. Kirstener (riv. Layou) ; USNM 154530, coll. R. L. Zusi (riv. Layou) ; USNM 160541, coll. J. P. Morrisson ; RMNH 16559 (2 ex.), coll. J. Lescure ; USNM 158907 (riv. Mero) ; MNHNP 1968-174, 1977-1618-20, 1977-1623-43 (riv. Layou), coll. J. Lescure.

Saint-Kitts : MCZ 81147, 13 janv. 1881 ; MCZ 81147a ; MCZ 81148-49, coll. F. Lagois, 1879.

Antilles : MNHNP 4487, coll. Moreau de Jonnès.

Remerciements

Je remercie vivement Mme le Dr Müller, Vice-Recteur de l'Université des West Indies à la Dominique, pour son accueil et tous les services rendus pendant mes séjours en ce pays. Je voudrais aussi remercier les curés de Saint-Joseph (P. Van Acker), Souffrière et Wesley pour leur cordiale hospitalité ainsi que Mme Allfrey pour les renseignements donnés.

J'adresse également mes remerciements à Miss A. G. C. Grandison (British Museum, BM), MM. les Prs Zweifel (American Museum, AM), Williams et J. Rosado (Museum Comparative of Zoology, MCZ), R. W. Heyer (U.S. National Museum, USNM) pour leur hospitalité dans leur laboratoire, les informations qu'ils m'ont données ou le prêt des spécimens.

Je remercie aussi M. Grüner (INRA, Guadeloupe) pour la détermination des Coléoptères, Mmes Sehach (Laboratoire de Zoologie, ENS) et Poullaouec pour l'exécution des dessins.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Barbour, T., 1914. — A Contribution to the Zoogeography of the West Indies, with special reference to Amphibians and Reptiles. *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, **44** (2) : 1-359.

— 1930 *a*. — Some faunistic changes in the lesser Antilles. *Proc. New Engl. zool. Club.* : 73-85.

— 1930 *b*. — A list of Antillean Reptiles and Amphibians. *Zoologica*, **11** (4) : 61-116.

— 1935. — A second list of Antillean Reptiles and Amphibians. *Zoologica*, **19** (3) : 77-141.

— 1937. — Third list of Antillean Reptiles and Amphibians. *Bull. Mus. comp. Zool.*, **82** (2) : 77-106.

Bartram, W., 1799. — Voyage dans les parties sud de l'Amérique septentrionale... Paris. Vol. 2 : 436 p.

Bory de Saint-Vincent, J. B. G. M., 1825. — Art. Grenouille. *In* : Dictionnaire classique d'Histoire naturelle. Vol. 7 : 22-30.

Boulenger, G. A., 1882. — Catalogue of the Batrachia Salientia S. Ecaudata in the Collection of the British Museum. 2e éd., Londres, 503 p.

Breton, R., 1665. — Dictionnaire Caraïbe-François. Auxerre, vol. 1.

Brooks, C. R., 1968. — Natural History of a West Indian Frog, *Leptodactylus fallax*. *Va. J. Sc.* **19** (3) : 176.

Cloquet, H., 1821. — Art. Grenouille. *In* : Dictionnaire des Sciences naturelles. Vol. 19 : 386-416.

Cochran, D. M., 1965. — Les Amphibiens vivants du Monde. Paris, Hachette, 211 p.

Daudin, F. M., 1803 *a*. — Histoire naturelle des Rainettes, des Grenouilles et des Crapauds. Paris, Levrault édit., in-4o, 108 p., 38 pl.

— 1803 *b*. — Histoire naturelle des Reptiles. Paris, Duffart, 8, 439 p.

Drewy, G. E., et K. L. Jones. — A new ovoviviparous frog, *Eleutherodactylus jasperi* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Puerto-Rico. *J. Herpet.*, **10** (3) : 161-166.

Duméril, A. M. C., et G. Bibron, 1841. — Erpétologie générale. Paris, Roret, 8, 792 p.

Dunn, E. R., 1934. — Physiography and Herpetology in the lesser Antilles. *Copeia*, **3** : 105-111.

Gatten, R. E., et G. R. Brooks, 1969. — Blood physiology of a tropical frog, *Leptodactylus fallax*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 30 : 1019-1028.

Gorham, S. W., 1966. — Liste der rezenten Amphibien und Reptilien Ascaphidae, Leiopelmatidae, Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Leptodactylidae, Rhinophrynidae. *Tierreich*, **85** : 1-122.

— 1974. — Liste des Amphibiens du Monde d'après l'état du 1er janvier 1970. St-Jean, 174 p.

Gosner, K. L., 1960. — A simplified table for staging Anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16** : 183-190.

Günther, A. C., 1859. — Catalogue of the Batrachia Salientia in the Collection of the British Museum. (« 1858 »). Londres, 160 p.

— 1888. — Notes on Reptiles and Frogs from Dominica, West Indies. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 6e sér., **11** : 362-366.

Heatwole, H., H. Solano, et A. Heatwole, 1965. — Notes on Amphibians from the Venezuelan Guyanas with descriptions of two new forms. *Acta biol. venez.*, **4** : 349-364.

Heyer, W. R., 1969. — The adaptative ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, **223** (3) : 421-428.

— 1970. — Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia : Leptodactylidae). II Diagnosis and distribution of the Leptodactylus of Costa-Rica. *Rev. Biol. Trop.*, **16** (2) : 171-205.

— 1974. — Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. *Contr. Sci.*, **253** : 1-46.

Labat, J. B., 1742. — Nouveaux voyages aux isles françaises de l'Amérique. 2e édit., Paris, 1, 420 p.

Lamotte, M., et J. Lescure, 1977. — Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les Amphibiens Anoures. *Terre Vie*, **2** : 225-312.

Le Romain, 1754. — Art. Crapaud. *In* : Encyclopédie méthodique ou Dictionnaire raisonné des Sciences, des Arts et des métiers. Paris, 4 : 434.

Lescure, J., 1965. — L'alimentation et le comportement de prédation chez *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758). Thèse Fac. Sciences Paris, 164 p.

— 1971. — L'alimentation de *Bufo regularis* Reuss et de la Grenouille *Dicroglossus occipitalis* (Günther) au Sénégal. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A., **23** (2) : 446-466.

Lynn, W. G., 1957. — Notes on a collection of Reptiles and Amphibians from Antigua, B. W. I. *Herpetologica*, **13** : 53-58.

Moreau de Jonnès, A., 1818. — Monographie de la Couleuvre Couresse des Antilles, *Coluber cursor* de De Lacepède. *J. Physiol.*, **87** : 193-200.

Müller, L., 1923. — I. Wissenschaftliche Mitteilungen. 1. Neue oder seltene Reptilien und Batrachier der Zoologischen Sammlung des bayr. States. *Zool. Anz. Leipzig*, **57** (3/4) : 49-61.

— 1926. — *Leptodactylus fallax* nom. nov. für *Leptodactylus dominicensis* L. Müll. (non Cochran). *Zool. Anz. Leipzig*, **65** : 200.

Nieden, F., 1923. — Anura I. *Terreich*, **46** : 1-584.

Pinchon, R., 1967. — Quelques aspects de la Nature aux Antilles. Fort de France, 254 p.

Pyburn, W. F., et R. W. Heyer, 1975. — Identity and call of the frog *Leptodactylus stenodema*. *Copeia*, **3** : 585-587.

Schwartz, A., et R. Thomas, 1975. — A check-list of West Indian Amphibians and Reptiles. *Carnegie Mus. Nat. Hist. spec. Publi.*, **1** : 1-216.

Seba, A., 1734. — Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio et iconobus artificiossissimis expressio, per universum physices historiam. Vol. I, 34 p., 1-178, 111 pl.

Straughan, I. R., et R. W. Heyer, 1976. — A functional analysis of the mating calls of the neotropical frogs genera of the *Leptodactylus* complex (Amphibia, Leptodactylidae). *Papeis Avulsos Zool. S. Paulo*, **29** (23) : 221-245.

Tertre, J. B. du, 1667. — Histoire générale des Antilles habitées par les Français. Paris, 2, 501 p.

Manuscrit déposé le 5 juin 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section A, nº 3 : 775-820.

Fishes collected during " Hero " Cruise 72-2 in the Palmer Archipelago, Antarctica, with the description of two new genera and three new species [1]

by H. H. DeWitt and J.-C. Hureau *

Résumé. — Grâce à une campagne océanographique à bord du R/V « Hero », une riche collection de poissons a pu être récoltée au sud-ouest de la Péninsule antarctique par l'un des auteurs : 24 espèces appartenant à sept familles. Deux nouvelles espèces du genre *Lycenchelys* (Zoarcidae) sont décrites : *L. nigripalatum* et *L. tristichodon*. La rareté de certaines espèces récoltées a permis de faire une révision des genres de la famille des Bathydraconidae et deux nouveaux genres sont décrits : *Vomeridens* et *Akarotaxis*. La présence d'une nouvelle espèce de *Chionodraco* (Channichthyidae) : *Ch. rastrospinosus* a conduit à faire une révision de ce genre. Le matériel étudié a été comparé aux très riches collections obtenues au cours des diverses campagnes de l' « Eltanin » ainsi qu'aux types conservés au British Museum (Natural History), au Naturhistoriska Riksmuseet à Stockholm et au South Australian Museum à Adelaïde.

Abstract. — During an oceanographic cruise on the R/V " Hero ", a rich collection of fishes was collected to the south-west of the Antarctic Peninsula by one of the authors : 24 species belonging to seven families. Two new species of the genus *Lycenchelys* (Zoarcidae) are described : *L. nigripalatum* and *L. tristichodon*. The rarity of certain species has allowed a revision of the genera of the family Bathydraconidae and two new genera are described : *Vomeridens* and *Akarotaxis*. A new species, *Chionodraco rastrospinosus* (Channichthyidae), has lead to a revision of *Chionodraco*. The material studied has been compared with the rich collections obtained during several cruises of the " Eltanin " as well as types preserved in the collections of the British Museum (Natural History), the Naturhistoriska Riksmuseet in Stockholm and the South Australian Museum, Adelaide.

Introduction

One of us had the opportunity to participate on one of the cruises of the R/V " Hero " to the region of the west coast of the Antarctic Peninsula, from 17 February (departure from Punta Arenas) to 6 April (return to Punta Arenas) 1972. During the cruise, the purpose of which was to study the ecology and physiology of echinoderms, molluscs and fishes (Dearborn *et al.*, 1972), 106 collecting stations were made from 50 of which 287 fishes were obtained belonging to 24 species and seven families. All of the stations are

* H. H. Dewitt : *Ira C. Darling Center, University of Maine at Orono, Walpole, Maine 04573, USA.*
J.-C. Hureau : *Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire Naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05, France.*

1. Contribution nº 117 from the Ira C. Darling Center, University of Maine at Orono, Walpole, Maine 04573, USA.

situated to the south of Anvers Island, from Palmer station (64°46.5'S, 64°04.1'W) to just south of Adelaide Island. The most southerly station was at 67°46.2'S, 70°17.7'W, but the majority of the collections were made in Arthur Harbor and the nearby islands. A list of stations at which fishes were obtained is given in an appendix.

Although the fish fauna of this region is becoming rather wellknown, the richness of our collection has caused us to publish this note. In summary, we have discovered two new species of the genus *Lycenchelys* (Zoarcidae) and the rarity of certain species obtained has allowed us to review the genera of the family Bathydraconidae and to describe two new genera within it. An undescribed species of *Chionodraco* has led us to make a revision of the genus. We were able to compare our material with the very rich collections obtained during several cruises of the " Eltanin ", much of which are temporarily housed at the University of Maine at Orono (Darling Center).

Although the R/V " Hero " is a typical trawler similar to those encountered on the coasts of Maine and it has a large fishing winch, we were never able to use it. All of our fishing gear was manipulated by means of an electric hydrographic winch which was very easy to operate. A tensiometer was especially valuable, allowing us to prevent, with great precision, any abnormal tension on the cable.

With a hydrographic winch there is no possibility of making normal trawl hauls, that is to say, of using trawls of even modest size. On the contrary, we had at our disposal a very small otter-trawl (made by Marinovich Trawl Co.) with a mouth opening of 1.8 meters and a length of 2.5 meters, each otter board measuring about 40 × 60 centimeters. In spite of its small size this " microtrawl " was entirely satisfactory and was established as a very good fishing device, at least for small specimens or species. We regret that it was not used more often.

Also available were several dredges of various types and sizes, all constructed aboard ship and consisting of a rectangular metal frame with a bag net : " Blake trawl " (BT) with an opening of 56 × 25 centimeters ; " Liberty dredge " (LD, 60 × 28 cm) ; " Pipe trawl " (PT, 122 × 32 cm).

To complete this arsenal of fishing equipment we also very frequently used traps of various sizes (" minnow trap ", 42 × 19 cm ; " shrimp trap ", 77 × 31 × 38 cm " lobster trap ", 91 × 45 × 25 cm), fishing nets (45 × 2.5 m), long lines with 50 hooks and an Isaacs-Kidd midwater trawl of six feet (cf. Arnaud and Hureau, 1975).

The following abbreviations have been used in the text and tables :

1. *Museum Collections* : BMNH, British Museum (Natural History), London ; NRMS, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm ; MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; SAM, South Australian Museum, Adelaide ; UMOD, University of Maine at Orono, Darling Center.

2. *Measurements, counts, etc.* : A, Anal fin rays ; $AGRAr_1$, Anterior gill rakers of 1st gill arch ; AO-C, Anal origin to base of caudal fin ; $AO:D_2R$, Anal origin below ray of 2nd dorsal fin ; AO-V, Anal origin to base of pelvic fin ; ARL, 6, Length of 6th anal ray ; BD(AO), Body depth at anal fin origin ; Br, Branchiostegal rays ; C, Caudal fin rays ; CL, Length of caudal fin ; CPD, Caudal peduncle depth ; CPL, Caudal peduncle length ; D_1, Rays in 1st dorsal fin ; D_2, Rays in 2nd dorsal fin ; D-C, Distance between last dorsal ray and base of caudal fin ; DNR, Does not reach ; DRL, 6, Length of 6th dorsal ray ; HD, Head depth ; HL, Head length ; HW, Head width ; IO, Interorbital space ; IOP, Pores in infraorbital canal ; LDSp(No), Length of longest dorsal spine (spine number) ; LLL, Scales in lower lateral line ; LSc, Lateral scales ; MLL, Scales in middle lateral line ; N-N, Distance between nostrils ; N-O, Distance between nostril and orbit ; O, Orbital

Station list

Station	Date	Lat. S	Long. W	Depth (m)	Gear	Area
1	23.II.72 5-7.III.72 29.III.72	64°46.5′	64°04.1′	11	Traps	Dock at Palmer St.
6	23.II.72	64°47.5′	64°07.2′	73	BT	S. Janus Island
8	25.II.72	67°45.7′	69°30.5′	280	Traps	SW Adelaïde I.
9	25.II.72	67°46.2′	70°17.7′	0-375	IKMT	SW Adelaïde I.
11	26.II.72	67°42.1′	70°15.0′	500-670	BT	SW Adelaïde I.
12	26.II.72	67°40.2′	70°16.2′	580-650	BT	SW Adelaïde I.
13	26.II.72	67°15.6′	70°12.0′	630-650	Otter trawl	W Adelaïde I.
14	26.II.72	67°04.6′	69°21.7′	460-500	Otter trawl	W Adelaïde I.
18	28.II.72	66°00.25′	65°20.5′	Intertidal	Dip net	Prospect Point
19	28.II.72	66°00.1′	65°20.5′	25	Traps	Prospect Point
21	29.II.72	65°10.0′	64°08.2′	11-4	Trap	Peterman L.
23	1.III.72	64°02.2′	64°07.3′	60-90	BT	SW Janus I.
25	3.III.72	64°46.55′	64°04.5′	5-33	Gill net	off Bonaparte Pt.
26	3.III.73	64°46.4′	64°04.2′	18	Trap	Arthur Harbor
29	4.III.72	64°46.6′	64°04.5′	6	Trap	Arthur Harbor
30	4.III.72	64°46′	64°05.5′	5	Trap	off Torgersen I.
31	4.III.72	64°53.7′	64°47.2′	460-500	Otter trawl	SW Buff I.
40	7.III.72	64°46.8′	64°05.3′	38-70	BT	Arthur Harbor
41	7.III.72	64°46.73′	64°04.95′	20-40	Gill net	off Bonaparte Pt.
43	8.III.72	64°46.55′	64°04.2′	7	Gill net	Arthur Harbor
49	10.III.72	64°46.6′	64°05,1′	65-75	BT	Arthur Harbor
50	10.III.72	64°46.4′	64°04.6′	22-45	BT	Arthur Harbor
52	10.III.72	64°46.34′	64°05.09′	7-15	Gill net	off Torgersen I.
56	13-20.III.72	65°03.8′	64°00.8′	3-20	Gill net	Port Charcot, Booth I.
58	13.III.72	65°05.5′	64°01.2′	33	Trap	W Booth I.
64	14.III.72	64°51.9′	63°49.6′	440-480	LD	Bismarck Strait
65	15.III.72	64°46.72′	64°03.8′	2-11	Traps	SE Bonaparte I.
66	16.III.72	64°46.4′	64°05.0′	15-55	Long line	off Torgersen I.
74	18.III.72	64°46.55′	64°04.23′	9	Trap	Arthur Harbor
77	20.III.72	64°50.6′	63°54.8′	292	Long line	Bismarck strait
78	20.III.72	64°49.0′	64°03.4′	78	Traps	SW Laggard I.
79	20.III.72	64°46.6′	64°04.9′	53-65	PT	Arthur Harbor
80	21.III.72	64°46.68′	64°04.75′	8	Trap	N Bonaparte Pt.
81	21.III.72	64°46.35′	64°05.05′	16	Trap	NE Torgersen I.
83	21.III.72	64°46.17′	64°06.42′	3	Trap	N Litchfield I.
84	21.III.72	64°46.14′	64°06.42′	9-15	Gill net	N Litchfield I.
85	21.III.72	64°46.09′	64°06.3′	4-12	LD	N Litchfield I.
86	21.III.72	64°46.15′	64°05.95′	8-15	LD	NE Litchfield I.
87	22.III.72	64°46.7′	64°03.8′	8	Trap	SE Bonaparte Pt.
89	23.III.72	64°47.3′	64°07.4′	105	Traps	S Janus I.
90	23.III.72	64°47.5′	64°07.2′	73-100	PT	S Janus I.
91	23.III.72	64°47.5′	64°08.2′	62-90	PT	S Janus I.
92	24.III.72	64°46.45′	64°04.26′	13-16	Gill net	Arthur Harbor
93	24.III.72	64°46.15′	64°05.05′	12	Trap	Arthur Harbor
94	24.III.72	64°46.18′	64°05.2′	6	Trap	Arthur Harbor
96	25.III.72	65°13.6′	64°11.0′	310-355	Otter trawl	off Argentine I.
97	27.III.72	64°46.7′	64°05.1′	73	Traps	off Bonaparte Pt.
98	27.III.72	64°47.1′	64°06.0′	95	Gill net	E Janus I.
99	27.III.72	64°47.2′	64°06.6′	32-90	Otter trawl	S Janus I.
102	28.III.72	64°46.62′	64°03.85′	10	Trap	SE Bonaparte Pt.

diameter ; P, Pectoral fin rays ; P:AR, Anal ray to (or above) which pectoral fin extends ; PL, Length of pectoral fin ; POL, Length of postorbital part of head ; POMP, Pores in preoperculo-mandibular canal ; SL, Standard length ; Sn-AO, Snout to anal fin origin (anteanal distance) ; Sn-D_1, Snout to 1st dorsal fin origin (1st antedorsal distance) ; Sn-D_2, Snout to 2nd dorsal fin origin (2nd antedorsal distance) ; SnL, Snout length ; Sn-N, Snout to nostril distance ; Sn-V, Snout to pelvic base ; SOP, Pores in supraorbital canal ; STP, Pores in supratemporal canal ; TP, Pores in temporal canal ; UJL, Length of upper jaw ; ULL, Scales in upper lateral line ; V:AR, Anal fin ray to which pelvic fin reaches ; VL, Length of pelvic fin.

List of the species collected

(Sizes of specimens are standard length except where noted as total lengths TL.)

Rajidae

Bathyraja griseocauda (Norman, 1937) : 1 specimen (♀). MNHN 1974-84. Station 13 (W Adelaide Island, 630 to 650 m). Size : 490 mm TL (width of disc : 312 mm). Otter trawl.

Nototheniidae

Notothenia coriiceps neglecta Nybelin, 1951 : 150 specimens (61 ♀ + 87 ♂ + 2 undetermined). MNHN 1977-539, 542, 543. Stations 1, 18, 21, 25, 26, 43, 52, 56, 65, 80, 81, 83, 84, 85, 87, 92, 93, 98, 102. Arthur Harbor, Prospect Point, Peterman Island, Booth Island. Depth : 0 to 33 m (95 m once). Size : 99 to 360 mm. Traps, gill nets, dredges.

Notothenia gibberifrons Lönnberg, 1905 : 36 specimens (5 ♂ + 8 ♀ + 23 undetermined). MNHN 1977-528, 533, 534, 538, 540, 553 to 556. Stations 6, 23, 25, 40, 41, 49, 50, 66, 79, 89, 96, 98, 99. Arthur Harbor and neighbouring islands, Argentine Islands. 5 to 355 m. Size : 43 to 358 mm. Traps, gill nets, trawl, dredges, long lines.

Notothenia nudifrons Lönnberg, 1905 : 18 specimens (4 ♂ + 12 ♀ +2 immatures). MNHN 1977-523, 524, 529, 530 to 532, 541, 544 to 552. Stations 6, 23, 40, 49, 50, 66, 79, 85, 90, 91, 99. Arthur Harbor, South of Janus Island, North of Litchfield Island. 4 to 128 m. Size : 88 to 142 mm. Dredges, trawl.

Notothenia kempi Norman, 1937 : 2 specimens (♂), MNHN 1977-525, 526. Station 96. Argentine Islands. 310 to 355 m. Size : 138 to 156 mm. Trawl.

Trematomus bernachii Boulenger, 1902 : 16 specimens (♀). MNHN 1977-506, 507, 511, 512, 515, 516, 518, 520, 535, 536, 537, 557, 558. Stations 1, 19, 21, 58, 66, 78, 94, 97. Arthur Harbor, Prospect Point, Petermann, Booth, Torgersen, SW Laggard Islands. 6 to 78 m. Size : 127 to 243 mm. Traps, long lines.

Trematomus hansoni Boulenger, 1902 : 6 specimens (♀). MNHN 1977-514, 519. Stations 8, 13, 25, 52. W and SW of Adelaide Island, Arthur Harbor, Torgersen Island. 5 to 650 m. Size : 284 to 296 mm. Traps, gill nets, trawl.

Trematomus scotti (Boulenger, 1907) : 8 specimens (2 ♂ + 5 ♀ + 1 immature). MNHN 1977-508 to 510, 517, 521. Stations 14, 31, 96. W Adelaide Island, SW Buff Islands, Argentine Islands. 310 to 500 m. Size : 105 to 150 mm. Trawl.

Trematomus newnesi Boulenger, 1902 : 5 specimens (3 ♂ + 2 ♀). MNHN 1977-502 to 505, 513. Stations 26, 83, 91. S and SW of Janus Island, NE Litchfield Island. 8 to 90 m. Size : 77 to 131 mm. Dredge.

Trematomus eulepidotus Regan, 1914 : 1 specimen (♀). Station 77, Bismark Strait. 292 m. Size : 290 mm. Long line.

Pleuragramma antarcticum Boulenger, 1902 : 5 specimens (3 ♀ + 2 immatures). MNHN 1977-522, 527. Stations 9, 96. Adelaide and Argentine Islands. 317 and 310-355 m. Size : 85 to 162 mm. IKMT, otter trawl.

Harpagiferidae

Pogonophryne dolichobranchiata Andriashev, 1967 : 1 specimen (♂). UMOD 149-1. Station 31. SW Buff Island. 460 to 500 m. Size : 135 mm. Otter trawl.

Dolloidraco longedorsalis Roule, 1913 : 1 specimen (♂). UMOD 147-1. Station 11. SW Adelaide Island. 500 to 670 m. Size : 87 mm. Dredge.

Bathydraconidae

Parachaenichthys charcoti (Vaillant, 1906) : 2 specimens (1 ♀ + 1 immature). UMOD 143-1 and MNHN 1977-459. Stations 25, 40. Arthur Harbor. 30 to 70 m. Size : 141 and 425 mm. Gill net and dredge.

Akarotaxis (n. g.) *nudiceps* (Waite, 1916) : 1 specimen (♀). UMOD 148-1. Station 13. W Adelaide Island. 630 to 650 m. Size : 134 mm. Otter trawl.

Vomeridens (n. g.) *infuscipinnis* (DeWitt, 1964) : 1 specimen (♂). UMOD 148-2. Station 13. W Adelaide Island. 630 to 650 m. Size : 202 mm. Otter trawl.

Channichthyidae

Chaenocephalus aceratus (Lönnberg, 1906) : 19 specimens (6 ♀ + 13 ♂). Stations 25, 56, 98, 99. Arthur Harbor, E and S of Janus Island. 5, 32 to 90 m and 95 m. Size : 375 to 515 mm. Gill net, otter trawl.

Dacodraco hunteri Waite, 1916 : 1 specimen (♂). Station 96. Argentine Islands. 310 to 355 m. Size : 192 mm. Otter trawl.

Cryodraco antarticus Dollo, 1900 : 1 specimen (♂). Station 96. Argentine Islands, 310 to 355 m. Size 170 mm. Otter trawl.

Chionodraco hamatus (Lönnberg, 1905) : 4 specimens. Station 96. Argentine Islands. 310 to 355 m. Size : 124 to 132 mm. Otter trawl.

Chionodraco rastrospinosus n. sp. : 5 specimens. Holotype USNM 217422, paratypes ; UMOD 146-3, MNHN 1977-460. Station 96. Argentine Islands. 310 to 355 m. Size : 143 to 210 mm. Otter trawl.

Trichiuridae

Paradiplospinus gracilis (Brauer, 1906) : 1 specimen (sex undetermined). MNHN 1974-85. Station 64. Bismark Strait. 440 to 480 m. Size : 403 mm. Otter trawl.

Zoarcidae

Lycenchelys nigripalatum n. sp. : 1 specimen (♂). Holotype MNHN 1974-86. Station 12. SW Adelaide Island. 580 to 650 m. Size : 287 mm TL. Dredge.

Lycenchelys tristichodon n. sp. : 1 specimen (♀). Holotype MNHN 1974-87. Station 13. W Adelaide Island. 630 to 650 m. Size 310 mm TL. Otter trawl.

DESCRIPTION OF THE COLLECTION

Rajidae

Bathyraja griseocauda (Norman, 1937)

Raja griseocauda Norman, 1937 *a* : 26 (original description and figure ; type locality : Patagonian shelf, 52°23'S, 64°19'W ; type in British Museum).

Our specimen, MNHN n° 1974-84 is a mature female with a total length of 490 mm and a disc width of 312 mm. The locality where it was obtained is the most southerly (67°15.6′S) and deepest (630-650) known for the species. In addition to the Patagonian Shelf, the species is also known from near the South Shetland, South Orkney and Brabant islands (Bigelow and Schroeder, 1965 ; Permitin, 1969 ; Springer, 1971). Springer (1971) reviews the taxonomic history of this species.

The specimen agrees well with Norman's description of the type : internasal distance 63 %, eye plus spiracle distance 41 %, both of the preoral snout length which is 17 % of the disc width. The anus is closer to the tip of the snout than to the tip of the tail, which distinguishes the species from *Raja brachyurops* Fowler, 1910.

The upper jaw has only 23 rows of teeth whereas Norman (1937 *a*) gives 30 to 36 and Springer (1971) 27.

The entire dorsal surface of the body, except the anterior edge of the disc, is covered with very numerous small spines. The absence of all large spines on the disc distinguishes this species from all other antarctic species except *Bathyraja eatonii* (Günther, 1876). *Bathyraja griseocauda* differs from *B. eatonii* in the number of large spines in the median dorsal series of the tail, *B. griseocauda* having 19 to 27 (21 in our specimen (Springer, 1971), *B. eatonii* having 8 to 12 (Hureau, 1966).

The dorsal surface is uniformly grey without spots. The ventral surface is white except for wide blackish spots on the posterior and lateral parts.

There are 138 vertebrae as follows : abdominal 30, predorsal caudal 79, between origins of 1st and 2nd dorsal 11, posterior to origin of 2nd dorsal 18. The spiral valve has 9 turns.

Nototheniidae

The ten species of Nototheniidae collected do not require any supplementary descriptions. In addition to the review of the antarctic species of the family by Norman (1938), to which the reader is referred, the following more recent papers are pertinent here : DeWitt (1966) has described the species of the genus *Notothenia* ; Hureau (1970) has described *Notothenia coriiceps neglecta*, *Trematomus bernachii* and *T. hansoni* ; and Permitin and Sazonov (1974) have described *Notothenia kempi*. Balushkin (1976) has revised the genus *Notothenia*, breaking it up into seven genera. With regard to the geographical distribution of the Nototheniidae, we refer the reader to recent works on the subject by DeWitt (1971) and Hureau (1974).

Harpagiferidae

Pogonophryne dolichobranchiata Andriashev, 1967

This species is very close to *P. scotti* Regan, 1914 *a*, but differs from it in a certain number of characters such as the less deep and narrower head, the structure of the mental barbel which has a characteristic terminal expansion (fig. 1), the double row of teeth in the upper jaw and the great length of the gill filaments.

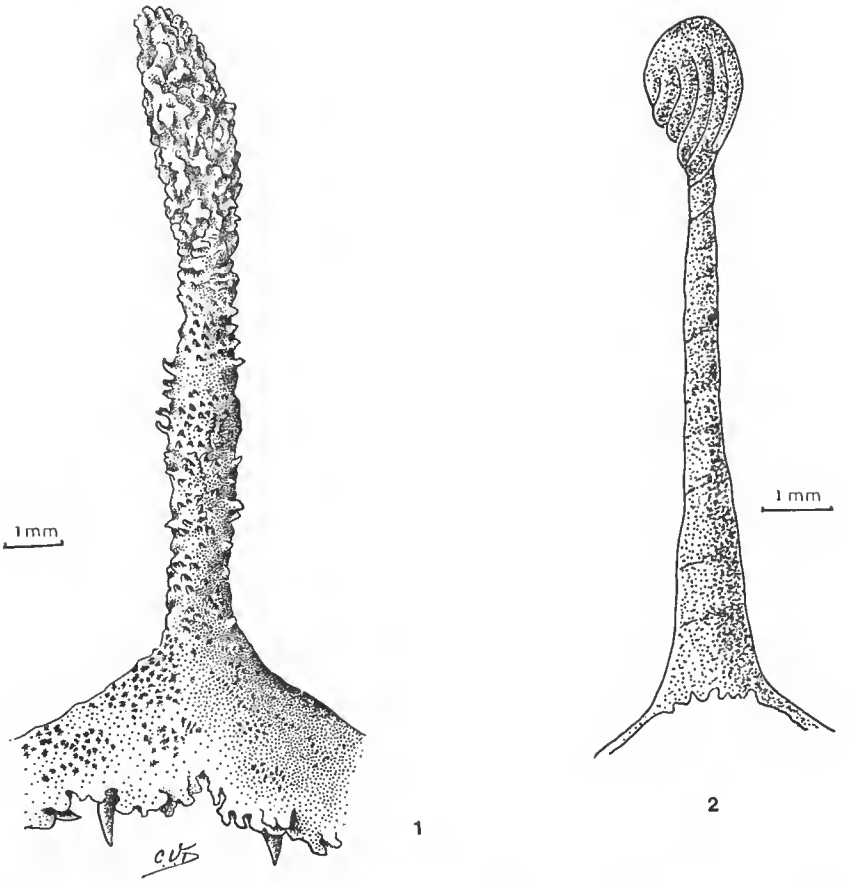


Fig. 1-2. — Mental barbels of : 1, *Pogonophryne dolichobranchiata* ; 2, *Dolloidraco longedorsalis*.

Our specimen, a male of 135 mm SL, has counts as follows : D II-25 ; A 17 ; P 19 ; gill rakers in anterior and posterior series of first arch 1 + 7 and 1 + 10, respectively ; vertebrae 16 + 19 = 35.

Table I presents measurements and counts of our specimen and compares them with those from the holotype and from *P. scotti* according to Andriashev (1967). The skin of the upper hind part of the head is covered with very small tubercles visible only by means of light striking the skin at a low angle and strong magnification, which further unites our specimen with *P. dolichobranchiata* and removes it from *P. scotti*.

Pogonophryne dolichobranchiata was known until now only from the holotype captured in the vicinity of the South Orkney Islands (60°37'S 44°39'W). Our specimen therefore constitutes the first capture made along the Antarctic Peninsula, at 64°53.7'S and 64°47.2'W. *Pogonophryne scotti* has been found to the present time only in east Antarctica (Ross Sea, Wilkes Coast, and between Heard and Enderby coasts (DeWitt, 1971).

TABLE I. — Measurements and counts in *Pogonophryne dolichobranchiata* and *P. scotti*. (% HL on the left, % SL on the right.)

	"Hero" specimen. nº UMOD 149-1		*P. dolichobranchiata* holotype (after ANDRIASHEV)		*P. scotti* (after ANDRIASHEV)	
Standard length (SL mm)		(245.4)		(246.3)		(197.0)
Head length (HL mm)	(99.8)	40.7	(99.9)	40.6	(84.1)	42.7
Head depth	54.5	22.2		20.9	62.4	24.4
Head width	63.6	25.9	75.5	28.8	79.3	31.0
Orbital diameter	20.0	8.1	22.0	8.2	22.1	8.6
Interorbital space	21.8	8.8	20.3	7.6	22.1	8.6
Barbel length	21.8	8.8	20.3	7.6	14.3	5.6
Snout length	23.6	9.6	25.4	9.5	27.3	10.7
Upper Jaw length	41.8	17.0	44.1	16.5	46.8	18.3
Height of body (at anal origin)	32.7	13.3		13.3		13.7
1st antedorsal distance	87.2	35.5		34.4		37.3
2nd antedorsal distance	114.5	46.6		44.0		46.9
Anteanal distance	152.7	62.2		61.4		64.5
Anteventral distance	85.4	34.8		34.5		33.5
Length of longest D_1 ray	12.7	5.1		8.2		5.1
Length of longest D_2 ray	34.5	14.0		20.9		27.4
Length of pectoral fin	58.1	23,7	68.6	25.6	65.0	25.4
Length of pelvic fin	50.9	20.7	52.5	19.6	52.0	20.3
Fin rays						
D	II-25		II-25		III-25	
A	17		17		17	
P	19		20-21		20	
Gill rakers :						
1st arch : ant.	1 + 7		2 + 8		1 + 8	
post.	1 + 10		1 + 8		1 + 9	
Vertebrae	16 + 19 = 35		14 + 22 = 36		15 + 20 = 35	

Dolloidraco longedorsalis Roule, 1913

This species was described for the first time from Marguerite Bay (68º00'S, 70º20'W), in a locality situated scarcely 20 miles south of the station where our specimen was captured. The latter agrees perfectly with the descriptions of ROULE and NORMAN (1938). The figures published by ROULE *et al.* (1913) are excellent. Our specimen has the same coloration : a black band at the base and the extremity of the caudal fin, black dorsal fins and the anal fin black on its basal parts. The barbel (fig. 2) is very long, a little longer than the orbit (33 % of the HL) but, contrary to the drawing of ROULE *et al.*, it ends in an expansion provided with cordiform folds. According to NORMAN (1938), the expansion should be a secondary sexual character present only in males. Our specimen is a male 87 mm

in standard length. It agrees, therefore, with the description of Norman, but not with the observations made by DeWitt and Tyler (1960) who described two females, each with a barbel having a terminal expansion, and two males, each with a simple barbel.

Counts are as follows : D III-23, A 15, P 17-18, gill rakers 1 + 6 (small and nodular), vertebrae 13 + 21 = 34. Table II presents measurements and counts of our specimen and compares them with those from the four syntypes in the collection of the Muséum national d'Histoire naturelle. Roule (1913) described the species from six specimens, but only four are now at the MNHN. A fifth specimen is at the British Museum (Natural History).

Table II. — Body proportions (% SL) and meristic counts of *Dolloidraco longedorsalis*. (" Hero " specimen and types of the species.)

	"Hero" specimen UMOD 147-1	MNHN 13-187	13-188	13-189	13-190
Standard length (SL) mm	87	93	84.3	85	75.5
Head length	41.3	38.3	38.8	41.2	40.4
Head depth	18.9	18.0	18.1	17.7	19.7
Head width	25.8	24.6	21.1	22	20.3
Orbital diameter	13.2	11.8	13.3	12.7	13.2
Interorbital space	4.0	3.2	2.8	3.3	3.3
Body depth	19.5	15.8	15.6	16.7	13.0
Barbel length	13.7	14.4	15.6	16	14.4
1st antedorsal distance	33.3	29.7	32.5	34.1	31.9
2nd antedorsal distance	44.8	44.2	43.1	45	44.4
Anteanal distance	55.7	63.5	56.6	57	57.2
Length of P	27.0	26.8	24.4	29.8	25.7
Length of V	21.8	33.4	20	21.5	32.8
Longest ray of D_1	27.5	26.5	30.8	27.7	24.4
Longest ray of D_2	29.8	21.5	31.5	23.9	24.9
Fin rays : A	15	15	15	15	15
D	III-23	III-23	III-23	III-23	III-22
P	17-18	16	16	17	17
Gill rakers	1 + 6	3 + 7	1 + 8	0 + 7	2 + 8
Vertebrae	34 (13 + 21)	36 (14 + 22)	34 (12 + 22)	35 (13 + 22)	35 (13 + 22)

Bathydraconidae

Parachaenichthys charcoti (Vaillant, 1906)

Chaenichthys charcoti Vaillant, 1906 *b* (original description ; type locality Booth Wandel Island, 30 m depth).
Parachaenichthys charcoti Norman, 1938 (description, figure, synonymy).

Material : One specimen (immature male ?), 141 mm SL, from Station 40 (UMOD 143-1) ; one specimen (mature female, running ripe), 425 mm SL, from Station 25, (MNHN 1977-459).

The original description of this species by Vaillant (1906) is incomplete because the holotype (MNHN 06-144) is only a head in bad condition. The description of Norman (1938) is much better and the following characters are sufficient to accurately define the species : the gill rakers are very short spiny nodules ; the teeth of the upper jaw are all small, conical and slightly curved, multiserial laterally and in a larger band in front ; the teeth of the lower jaw are almost entirely in a uniserial row, except anteriorly ; the vomer and palatines are edentulous, but lower and upper pharyngeal teeth are present. The anteriormost pore of the infraorbital canal is placed clearly behind the nostril. Measurements and counts from our two specimens are presented in table III.

The general colour of the body is very light, the head darker, tending towards brownish red. Some irregular dark red bars and spots lie vertically across the back and sides. A narrow dark line crosses the bases of the lower pectoral rays. Small spots are scattered over the back and anterior part of the body. The caudal and two-thirds of the pelvic membranes are blackish.

This species is not very common in the Antarctic and is known from along the coasts of the Antarctic Peninsula in shallow depths (5 to 70 m).

Parachaenichthys charcoti is very close to *P. georgianus* (Fischer, 1885), but differs from the latter in two important characters : the absence (rarely one) of tubular scales in the middle lateral line (as opposed to 8 or 9 in *P. georgianus*) and the much greater length of the upper jaw (86 to 89 % of the snout length as opposed to 77 % in *P. georgianus*).

AKAROTAXIS n. g.

Diagnosis : Scales present, most ctenoid ; two lateral lines, the upper of less than 10 tubular scales and numerous simple perforated scales, the middle of perforated scales only, extending from caudal peduncle anteriorly to tip of pectoral fin ; cephalic canals enlarged, with large membrane-covered spaces which may or may not connect to exterior through pores ; supratemporal canal complete across head ; supraorbital canals joined through large coronal space without a coronal pore. Gill rakers in anterior series of first arch elongate and non dentigerous ; gill rakers in other series short and dentigerous. Branchiostegal rays six ; vertebrae (from one specimen) 17 + 33 = 50.

Type species : *Bathydraco nudiceps* Waite, 1916, the only known species.

Etymology : From the Greek ακαρης (short, small) and ταχις (row, line) in allusion to the short upper lateral line canal. The compound is a feminine noun. The specific name *nudiceps* is a neuter noun and can be considered in apposition with *Akarotaxis*.

Discussion : *Akarotaxis* seems most similar to the genera *Bathydraco*, *Vomeridens* and *Racovitzia* in general physiognomy, including the broad and spatulate snouth. *Bathy-*

TABLE III. — Body proportions (% SL) and meristic counts of *Parachaenichthys charcoti*, *Akarotaxis nudiceps* and *Vomeridens infuscipinnis*. For lateral lines : p means pored scales and t means tubular scales.

	Parachaenichthys charcoti		*Akarotaxis nudiceps*		*Vomeridens infuscipinnis*
	UMOD 143-1	MNHN 1977-459	" Hero " specimen UMOD 148-1	Holotype SAM F 369	" Hero " specimen UMOD 148-2
Standard length, mm (SL)	141	420	129	119	193
Head length (HL)	35,9	37,9	32,0	35,8	30,7
Head width (HW)	11,5	15,0	13,6	18,1	11,8
Head depth (HD)	10,5	12,5	11,0	14,0	9,9
Orbital diameter (O)	5,8	5,3	8,5	10,3	6,1
Snout length (SnL)	16,0	16,7	9,9	11,2	11,5
Interorbital space (IO)	1,8	2,9	2,3	2,8	2,8
Jaw length (UJL)	13,5	15,4	10,5	13,1	10,5
Caudal peduncle length (CPL)	6,7	6,0	7,6	6,4	6,8
Caudal peduncle depth (CPD)	3,5	3,4	3,3	3,4	3,2
Body depth [BD(AO)]	7,7	9,0	10,2	10,7	11,9
Antedorsal distance (Sn-D)	44,5	46,9	42,0	46,4	44,4
Anteanal dist. (Sn-AO)	58,4	62,6	51,0	55,8	51,1
Dist. between A origin and C base (AO-C)	40,5	37,9	42,7	45,0	50,1
Dist. between V base and A origin (AO-V)	29,2	31,9	24,5	24,9	24,6
Pectoral length (PL)	17,4	13,9	22,6	24,9	28,0
Pelvic length (VL)	17,7	15,7	20,6	21,3	15,2
Caudal length (CL)	13,0	9,5	17,6	18,2	14,2
Anterior gill rakers (Ant GR)	2 + 0 + 11	2 + 0 + 11	9 + 0 + 19	9 + 0 + 20	3 + 0 + 13
Posterior gill rakers (Post GR)	0 + 0 + 8	0 + 0 + 10	4 + 1 + 18	4 + 0 + 17	2 + 0 + 12
Fin rays : Dorsal (D)	43	44	33	31	34
Anal (A)	29	30	28	27	32
Caudal (C)	12	13	13	12	12
Pectoral (P)	22	22/21	23/23	22/23	30/30
Lateral scales (LSc)	0	0	88/86	*Ca* 86	*Ca* 166
Upper lateral line scales (ULL)	109_t	$112_t/108_t$	$4_t + 28_p/3_t + 26_p$	$5_t + ?_p/5_t + ?_p$	$50_t/50_t$
Middle/lat. line scales (MLL)	0_t	$1_t/1_t$	40_p	—	$15_t/14_t$
Branchiostegal rays (Br)	6	6/6	6/6	6/6	6/6
Pores in preoperculo-mandibular canal (PMP)	10/10	10/10	8/8	8/8	10/10

Tableau III (continued).

	Parachaenichthys charcoti		*Akarotaxis nudiceps*		*Vomeridens infuscipinnis*
	UMOD 143-1	MNHN 1977-459	" Hero " specimen UMOD 148-1	Holotype SAM F 369	" Hero " specimen UMOD 148-2
Pores in infraorbital canal (IOP)	8/9	8/8	7/7	7/7	7/7
Supraorbital pores (SOP)	6-1-6	4-1-4	4-0-4	3-0-3	4-1-4
Temporal pores (TP)	5/5	5/5	5/4	3/3	6/6
Pores in supratemporal canal (STP)	3	3	3	0	1/1

draco differs in having a single lateral line extending from the supracleithrum posteriorly to the midside of the caudal peduncle, a coronal pore, and seven or eight (rarely six) branchiostegals. One species, *B. scotiae*, approaches *Akarotaxis* in having a slightly reduced lateral line, extending to below the posterior part of the dorsal fin, and somewhat enlarged cephalic canals. *Vomeridens* differs in having 47-50 tubular scales in the upper lateral line which ends posterior to the end of the dorsal fin, tubular scales in the middle lateral line, the supratemporal canal incomplete across the head, and teeth on the vomer in specimens larger than about 100 mm SL. *Racovitzia* differs in having three lateral lines, all with tubular scales, a coronal pore and seven branchiostegal rays.

Akarotaxis nudiceps (Waite, 1916)

Bathydraco nudiceps Waite, 1916 (original description and illustrations ; type locality off Shackleton Ice-shelf in 450 m) ; Norman, 1938 (description) ; Andriyashev, 1958 (listed) ; DeWitt, 1971 (identity with *B. wohlschlagi*).

Bathydraco wohlschlagi DeWitt and Tyler, 1960 (original description and illustrations ; type locality southwestern Ross sea in 550 and 915 metres ; DeWitt, 1962 (description of cephalic canals) : DeWitt, 1971 (placed in synonymy of *B. nudiceps*).

Waite's original description contains a number of important errors. These include his description of the scales as cycloid, the presence of seven branchiostegal rays and dorsal and anal counts of 27 and 22 respectively (Waite's figure on plate III, however, shows the anal fin with 27 rays). These errors caused DeWitt and Tyler (1960) to describe *Bathydraco wohlschlagi* as new. We have been able to examine the holotype of *B. nudiceps*, however, and there is no doubt that the two names represent the same species. DeWitt and Tyler (1960) together with the additions of DeWitt (1962) give a very detailed description of the species which does not need repeating. We can add that the scales of the holotype of *B. nudiceps*, although mostly damaged, are distinctly ctenoid. The ante-

riormost pore of the infraorbital canal is anterior to the nostril (clearly shown in figures 2 and 3 of DeWitt and Tyler, 1960). The anteriormost pore of the infraorbital canal in *Parachaenichthys* is posterior to the nostril. The present specimen is a female with ova about 1,5 mm in diameter.

For reference, we present data from the " Hero " specimen and the holotype of *B. nudiceps* (table III).

VOMERIDENS n. g.

Diagnosis : Bathydraconid fishes with scales, mostly ctenoid ; two lateral lines, both with tubular scales, the upper extending from the supracleithrum in the upper half of the body posteriorly to the region of the caudal peduncle, the middle extending from the region of the caudal peduncle posteriorly onto the caudal fin ; a lower lateral line is absent ; cephalic canals relatively large, with large pores, including a coronal pore ; supratemporal canal incomplete, consisting of a short tube on each side, extending dorso-medially from each temporal canal and ending in a pore ; vomer with teeth in specimen longer than about 100 mm ; branchiostegal rays 6 ; gill rakers in anterior series of first arch of variable length depending upon their position, with a few too many spines at their extremities ; other gill rakers short and denticulate ; vertebrae (from two specimens) 18 + 36 = 54.

Types species : *Racovitzia infuscipinnis* DeWitt, 1964, the only known species.

Etymology : *Vomeridens* is formed from the latin words *vomer* (ploughshare ; the vomer itself) and *dens* (tooth) to emphazize the presence of vomerine teeth in larger specimens of the type species. *Vomeridens* is a masculine noun.

Discussion : *Vomeridens* seems very close to the genera *Bathydraco*, *Racovitzia* and *Akarotaxis* from which it differs in the presence of vomerine teeth in larger individuals. In this character it also differs from all other Nototheniiformes except the genera *Pseudaphritis* and *Cottoperca* of the family Bovichtidae. In other respects, *Bathydraco* differs in having only a single lateral line and seven branchiostegal rays ; *Akarotaxis* differs in having the middle lateral line without tubular scales, the upper lateral line canal very reduced, a very developed cephalic canal system with large membrane-covered spaces often without pores, no coronal pore, and a complete supratemporal canal ; *Racovitzia*, probably the closest genus to *Vomeridens*, differs only in having a third, lower lateral line and seven branchiostegal rays.

Vomeridens infuscipinnis (DeWitt, 1964)

Racovitzia infuscipinnis DeWitt, 1964 (original description and figures ; type locality southern Weddell Sea at a depth of 796 m) ; Permitin, 1966 (brief description ; from South Orkney Islands).

The original description of this species is based upon a small specimen (87,4 mm SL, which lacks the most important generic characters mentioned above. Reexamination

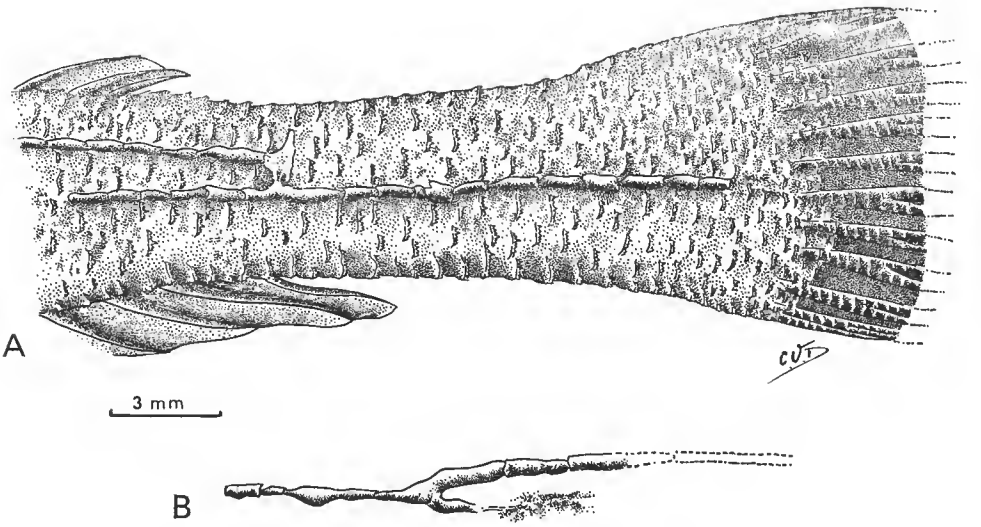


Fig. 3. — *Vomeridens infuscipinnis* : detail of the lateral line. A, left side ; B, right side.

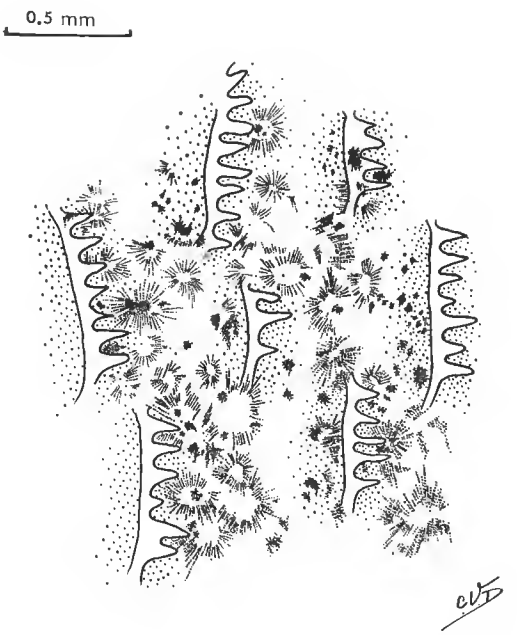


Fig. 4. — *Vomeridens infuscipinnis* : detail of the body scales.

of the holotype shows that it has no vomerine teeth. The absence of a lower lateral line was explained by the small size of the specimen, for similar sized examples of *Racovitzia harrissoni* also lack a lower lateral line. The present specimen demonstrates that a third lateral line is never developed after reaching a certain size. With regard to other characters the original description does not need any corrections. Proportions and counts made from the " Hero " specimen are given in table III.

Key to the genera of Bathydraconidae

1a Body scaled or with serrated bony plates 2
1b Body naked except for lateral-line scales 7
2a Body without serrated bony plates ; upper lateral line usually complete, rarely with row of tubular scales ending anterior to origin of dorsal fin 3
2b Body quadrangular, with a series of V-shaped serrated bony plates at each angle, each plate with a backwardly directed spine ; a single short lateral line, ending below anterior part of dorsal fin ..... *Prionodraco*
3a A single lateral line present, running to or towards the middle of the base of the caudal fin .. *Bathydraco*
3b Two or three lateral lines, the upper originating at upper angle operculum and extending posteriorly in dorsal half of body ; the lateral lines may consist of rows of tubular scales and/or simple perforated scales 4
4a Upper lateral line with less than 10 tubular scales ; middle lateral line of perforated scales only, extending from base of caudal fin anteriorly to tip of pectoral fin ; cephalic canals enlarged on top of head, with large membrane-covered spaces ; no coronal pore ..... *Akarotaxis* n. gen.
4b Upper lateral line with more than 20 tubular scales ; middle lateral line present or absent, when present with tubular scales ; cephalic canals not greatly enlarged on top of head ; coronal pore present 5
5a Dorsal fin with 45-47 rays, the anterior part not elevated ; caudal fin emarginate ; upper and lower lateral lines present ; middle lateral line (on caudal peduncle) absent ..... *Gerlachea*
5b Dorsal fin with 30-37 rays, the anterior part forming a fairly distinct elevated lobe ; caudal fin rounded or truncate, not clearly emarginate ; lower lateral line present or absent ; middle lateral line on caudal peduncle always present 6
6a Pectoral fins with 31-32 rays ; lower lateral line absent ; vomerine teeth present on specimens larger than about 100 mm standard length ..... *Vomeridens* n. gen.
6b Pectoral fins with 24-25 rays ; lower lateral line present on specimens of 130 mm standard length or larger, sometimes present on smaller specimens ; vomerine teeth absent .. *Racovitzia*
7a Teeth of jaws in villiform bands, without canines ; snout produced and spatulate ; operculum with divergent ridges ending in spinous points 8
7b Canine teeth present in one or both of the jaws ; snout pointed, not spatulate ; operculum with a strong spine ending in a hooked process 9
8a Dorsal fin with 61-66 rays ; upper lateral line ending below posterior part of dorsal fin .... *Cygnodraco*
8b Dorsal fin with 42-46 rays ; upper lateral line extending beyond posterior end of dorsal fin .. *Parachaenichthys*
9a Canine teeth present only on anterior parts of premaxillaries ; 3 lateral lines on body (upper, middle and lower), none with a canal or tubular scales, their presence indicated by small scales with a central pore ; infraorbital canal and suborbitals absent beneath eye, the canal divided into posterior and pre-orbital sections ; subopercular with 3 spines at antero-ventral edge ; preopercular with blunt spines (serrations) near angle ..... *Psilodraco*

9b Canine teeth present on anterior parts of both jaws ; 2 lateral lines on body (upper and middle), the upper with a canal and tubular scales ; infraorbital canal and suborbital series complete ; subopercular with one spine at antero-ventral corner ; pre-opercular without spines or serrations. *Gymnodraco*

Channichthyidae

Chaenocephalus aceratus (Lönnberg, 1906)

This species is now very well known and we refer the reader to the description of Norman (1938) and Regan (1913) and to the excellent plate of the species in the latter work.

Dacodraco hunteri Waite, 1916

Dacodraco hunteri Waite, 1916 (original description and illustration) ; Norman, 1938 (description and illustration, both after Waite). Barsukov and Permitin, 1959 (listed) ; Barsukov and Permitin, 1960 (listed).
Pagetodes antarcticus (part) Pappenheim, 1912 (misidentification of 69 mm specimen).

This species has been caught only rarely and although it is easily distinguished from other members of the family it has several significant characters which have never been described. Table IV presents measurements and counts from our specimen and the type in the South Australian Museum. The following notes (from the " Hero " specimen) augment the description of Waite (1916).

The upper and lower jaws are curved towards each other such that the mouth cannot be completely closed, a distinct opening remaining in the middle of the length of the jaws. Correlated with this are unusually large oral valves which have a breadth at their widest point of more than half the snout length and which extend laterally nearly to the posterior ends of the jaws. These valves probably allow the respiratory pump to work with incompletely closed jaws. The tongue lies posterior to the borders of the valves and is relatively short, its tip far from the end of the lower jaw. Teeth in both jaws in 2 distinct rows, the outer teeth small, conical, distinctly curved posteriorly and placed on the lateral edge of the premaxillary or dentary. The inner teeth are larger, widely spaced, and less curved. Lower jaw with a flat, fleshy margined lobe extending anterior to symphysis and tip of upper jaw. Rostral spine present, rather blunt and poorly ossified, with a posteriorly directed point.

Gill membranes joined to isthmus at ventral midline and not forming a free fold across isthmus. Gill rakers present as very small and smooth knobs, in only a single series on first arch corresponding to anterior series of other Nototheniiformes. Upper pharyngeal teeth in 2 groups on each side, the anterior smaller, the posterior larger ; the teeth rather widely spaced and forming a ring about the tooth plate with none (anterior) or one (posterior) tooth inside the ring.

Suborbital bones small and tubular, extending well away from ventral margin of orbit such that the orbital margin is defined by the cheek musculature rather than the suborbi-

tal bones Cephalic lateral-line canals and pores of normal pattern and size. Nostrils slightly further from orbit than in other genera (compare *Cryodraco* and *Chionodraco*) such that all pores of infraorbital lateral-line canal are posterior to the nostrils. Prominent horizontal ridge of opercular ending posteriorly in flattened blade with one or 2 posteriorly directed points and a dorsal antrorse hook or point.

The large interdorsal space is probably due primarily to the loss of the anterior rays of the second dorsal fin as evidenced by the greater snout to second dorsal distance, the equal numbers of dorsal and anal rays and the origin of the anal fin below the second ray of the second dorsal fin (compare with *Cryodraco* and *Chionodraco*). The unusually short first dorsal may have also contributed to the interspace through the loss of some posterior spines.

Free movement of the pelvic fins seems slightly restricted by a short membrane joining the fifth ray to the body. The pelvic rays in order from longest to shortest are 2, 3, 1, 4 and 5, the longest reaching posteriorly to the base of the 6th anal ray. The pectoral fin reaches to above the 7th anal ray. The first dorsal spine is the longest.

Contrary to Waite's (1916) statement, the body lateral lines pass through numerous small tubular scales. The middle lateral line is absent, and the upper and lower lateral lines curve toward the midline at the base of the caudal fin.

The most significant changes to the description of Waite (1916) are the presence of a blunt rostral spine, rudimentary gill rakers on the first gill arch, the shape of the opercular spine (fig. 5-4), the flat extension of the lower jaw, and the presence of scales in the lateral lines. In addition, the number of pores in the cephalic lateral-line canals is not accurately shown in Waite's figure 7 (p. 36), and we give corrected counts for the dorsal and anal fins (table IV).

There seems no question that the 69 mm specimen reported by Pappenheim (1912 : 176) belongs here. No other channichthyid has the combination of 4 spines in the first dorsal fin together with 30 to 33 rays in the second dorsal and anal fins (Pappenheim's specimen is the only one known with 4 spines, but all other species with low numbers of dorsal spines have significantly more dorsal and anal rays).

Cryodraco antarcticus Dollo, 1900

This species, though never found in abundance, has been captured by several expeditions (see Norman, 1938 : 77, for a list of references) and has been adequately described. Records since Norman include Barsukov and Permitin (1959, 1960) who list it. Table IV presents measurements and counts from our specimen, and the following descriptive notes are intended to contrast *Cryodraco* with *Dacodraco*.

The jaws fit together well, the lower included in the upper except at the tip where the lower extends slightly beyond the upper and ends in a small bony knob. Teeth in both jaws mostly in 2 distinct rows, merging into a uniserial series posteriorly in lower jaw, the inner row continued posteriorly beyond outer row in upper jaw ; additional teeth present between the rows near symphysis of upper jaw. Outer teeth strongly curved inwards ; inner teeth straighter, but still curved, and somewhat larger, but not much enlarged and widely spaced as in *Dacodraco*. Teeth of upper jaw clearly visible outside

TABLE IV. — Measurements (as % SL) and counts for *Dacodraco hunteri* and *Cryodraco antarcticus*.

	Dacodraco hunteri		*Cryodraco antarcticus*
	SAM F 374 (Holotype)	UMOD 146-2	UMOD 146-1
Standard length (mm) (% SL)	177	183	168
Head length	38.1	36.2	32.8
Orbital diameter	8.9	6.9	6.6
Snout length	18.7	19.4	17.0
Snout to nostril length	13.4		12.9
Nostril to orbit length	4.6	4.9	2.9
Interorbital width	6.4	5.1	4.8
Postorbital head length	11.2	10.3	9.5
Caudal pedunele length	7.1	7.6	6.0
Anal fin base length	39.3	39.7	43.9
Caudal pedunele depth	5.0	4.4	3.5
Dorsal to caudal length	11.2	9.1	7.6
2nd dorsal base length	41.5	40.9	47.0
Body depth (anal origin)	12.2	15.8	9.4
Snout to 1st dorsal origin	38.0	36.8	32.5
Snout to 2nd dorsal origin	50.0	53.2	47.3
Dorsal interspace		14.2	10.5
Snout to anal origin	56.5	54.2	50.7
Anal origin to eaudal	45.4	47.5	49.2
Pelvie base to anal origin	19.7	19.5	21.4
Caudal length	15.8	14.2	14.6
Peetoral length	23.2	22.7	23.1
Pelvic length	20.2	25.5	56.3
Longest dorsal spine		6.7	7.1
6th dorsal ray length		8.0	
6th anal ray length		8.5	
Upper oral valve width [1]		13.0	3.8
Lower oral valve width [1]		11.6	3.3
Gill rakers, 1st areh		0 + 0 + 9	1 + 0 + 4
D_1	3	2	4
D_2	33	32	45
A	30	32	42
C	12	13	13
P		26 & 26	24 & 23
ULL		102 & 99	130 & 128
MLL		absent	9 & 9
LLL		59 & 56	77 & 90
Br.		6 & 6	6 & 6
Vert.		20 & 33	25 & 42
Preoperculo-mandibular pores		11 & 11	12 & 12
Infraorbital pores		8 & 7	8 & 8
Supraorbital pores		6-1-7	10-1-11
Temporal pores		6 & 6	6 & 6
Supratemporal pores		4	4

1. Measured from tip of snout or lower jaw.

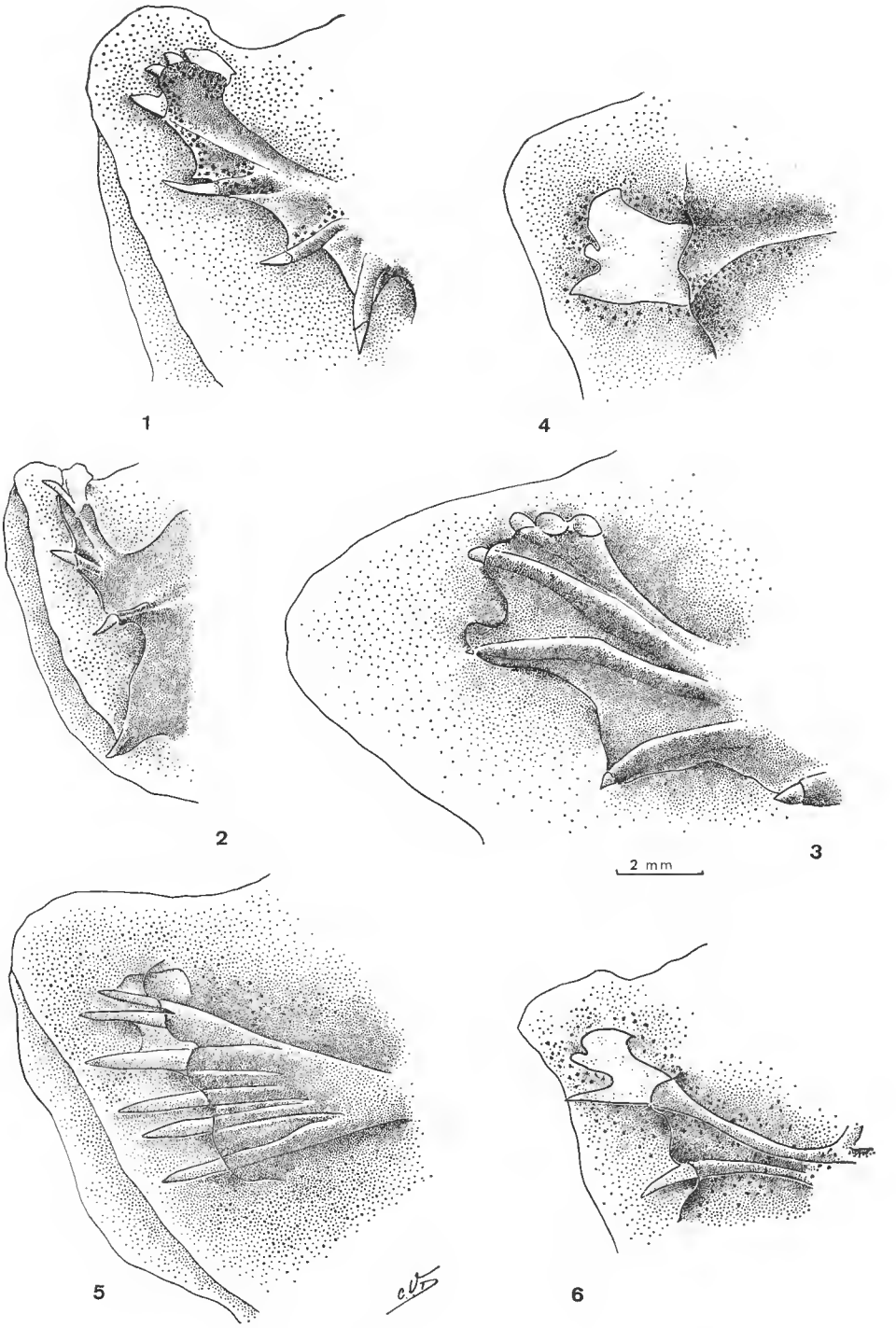


Fig. 5. — Opercular spines of the different species of Bathydraconids : 1, *Chionodraco rastrospinosus* (holotype) ; 2, *Chionodraco hamatus* ; 3, *Chaenocephalus aceratus* ; 4, *Dacodraco hunteri* ; 5, *Parachaenichthys charcoti* ; 6, *Cryodraco antarcticus*.

of lower jaw from ventral view, the outer row laterally and posteriorly, all teeth near symphysis of upper jaw. Oral valves present in both jaws, but not nearly as large as in *Dacodraco*.

A rather blunt rostral spine present. Nostrils rather closer to eyes than in *Dacodraco* ; anteriormost (2nd) pore of infraorbital canal below posterior half of nostril.

First two rays of pelvic fins of nearly equal length (the second longest), and curved slightly posteriorly (medially) at their tips, the second more strongly than the first causing them to diverge. The 5th rays are attached to the body by membrane only at the very base of the fin ; no movement restriction seems evident as each membrane forms a large fold when the fins are appressed. The second ray reaches to the 33rd anal ray. The pectoral fin extends posteriorly to above the 6th anal ray. The first dorsal spine is the longest. The anal fin originates below the 6th ray of the 2nd dorsal fin.

Revision of the genus **CHIONODRACO**

The genus *Chionodraco* was introduced by Lönnberg (1906) for his species *Chaenichthys rhinoceratus* subsp. *hamatus* (Lönnberg, 1905), obtained from the region of the Antarctic Peninsula. The species has been reported only twice since then, both times from West Antarctica (Norman, 1937 *b* ; Permitin, 1973). A second species, *Ch. kathleenae*, was described from the Ross Sea (Regan, 1914 *a*) and has subsequently been recorded from various localities in East Antarctica (DeWitt, 1971) and once from the Antarctic Peninsula (López and Bellisio, 1967 ; reference overlooked by DeWitt, 1971). Two additional species have been more recently described : *Ch. myersi* (DeWitt and Tyler, 1960) and *Ch. markhami* (Miller and Reseck, 1961), both from the Ross Sea.

The " Hero " collection contains nine specimens referable to the genus *Chionodraco* which were first identified as *Ch. kathleenae*. The known distributions of the four nominal species would indicate that specimens from the Antarctic Peninsula would probably be *Ch. hamatus* rather than *Ch. kathleenae*. For this reason we reexamined our material more closely and discovered that it represented what we believe to be two species. Earlier one of us had examined material in the antarctic collections in London and Stockholm, including the types of *Ch. hamatus* and *Ch. kathleenae*, and had found a specimen which he thought might represent an undescribed species. This caused us to study all of the material available to us representing either of the two species. In presenting some new data for *Ch. myersi*, reassesing the status of *Ch. markhami* and constructing a key to the species we provide a revision of the genus.

Chionodraco Lönnberg, 1906 : 99 ; Regan, 1913 : 288 ; Regan, 1914 *b* : 12 ; Norman, 1938 : 78 ; DeWitt and Tyler, 1960 : 191. Type species *Chaenichthys rhinoceratus hamatus* Lönnberg.

Body elongate, naked except for lateral line scales. Three lateral lines, with tubular scales but without bony plates, the upper and middle occasionally united. A rostral spine

present or reduced to a small median knob. Eye somewhat behind middle of head ; supraorbital regions of frontals with radiating crenulations or smooth. Teeth bi- or triserial. Vomer & palatines edentulous. Gill rakers reduced to low or small knobs, toothed or smooth. Branchiostegal rays six, rarely five or seven ; branchiostegal membranes joined to isthmus and forming a narrow fold across isthmus. Opercular with a dorsal group of two to five spines, the uppermost with two to four points ; a postero-laterally directed spine present in small specimens near base of spinose arm, the spine becoming obsolescent or disappearing in larger specimens ; subopercular and interopercular bear a pair of spines at angle where they meet. First dorsal fin well developed, of five to seven slender flexible spines ; pelvics of a spine and five branched or bifid rays, extending beyond ends of pectorals or not, the two outer rays longest and (in the adult) enveloped in thick skin. Vertebrae 58-64 [1].

Key to species

1a Rostral spine present ; supraorbital regions of frontals with radiating ridges extending to lateral margins which appear crenulate ; preoperculo-mandibular lateral-line canal not joined to temporal canal ; pectoral fins 22-24 (rarely 21) 2
1b Rostral spine reduced to a small knob ; supraorbital regions of frontals smooth and without crenulate margins ; preoperculo-mandibular lateral-line canal joined to temporal canal ; pectoral fins 21-22 ..... *Ch. myersi*
2a Gill rakers on lower limb of first arch small knobs, non-dentigerous, 2 to 7 in number ..... *Ch. hamatus*
2b Gill rakers on lower limb of first arch low knobs, each bearing one to several teeth, 8-14 in number ..... *Ch. rastrospinosus* n. sp.

Chionodraco myersi DeWitt and Tyler, 1960

Chionodraco myersi DeWitt and Tyler, 1960 : 185 (original description and figures ; type locality : Southwestern Ross Sea) ; DeWitt, 1962 : 833 (correction of error in original description) ; DeWitt, 1971 : 9, pl. 5 (distribution and probable synonymy with *Ch. markhami*).
Chionodraco markhami Miller and Reseck, 1961 : 50 (original description and figure ; type locality : Ross Sea, Antarctica, at 75°38′S, 168°32′E) ; Reseck, 1961 : 112, 114 (listed) ; DeWitt, 1971 : 9 (probable synonymy with *Ch. myersi*).

Diagnosis : Rostral spine reduced to a low knob ; without ridges or crenulations of the frontals in the interorbital region ; with the preopercule-mandibular canal joined to the temporal canal ; gill rakers non-dentigerous low knobs, 3-7 in number on the first arch ; 21-22 pectoral rays ; 84-102 scales in upper lateral line ; 58-59 vertebrae.

Discussion

We have little to add to the descriptions of DeWitt and Tyler (1960), and Miller and Reseck (1961) besides some corrections and clarifications. Table V presents measu-

1. Miller and Reseck (1961 : 53) state that the holotype of *Ch. markhami* " ... appears to have 56 (at most 58) vertebrae... " We have used the higher figure as the most probable one.

rements and counts from a " Discovery " specimen in the British Museum identified as *Ch. kathleenae*.

Examination of the " Discovery " specimen and reexamination of the holotype of *Ch. myersi* shows that the preoperculo-mandibular canal is connected to the temporal canal, the juncture being at the position of the normal second pore of the temporal canal. The second pore is therefore absent and the temporal canal pore count is reduced to five. Pore counts for the holotype are : Preoperculo-mandibular 11 ; Infraorbital 8 ; Supraorbital 9-1-9 ; Temporal 5 ; Supratemporal 4. The differences in numbers between the " Discovery " specimen and the holotype are within the ranges of variation shown for *Ch. hamatus* (table VI) and are not considered significant.

DeWitt (1971) had indicated that *Ch. markhami* was a synonym of *Ch. myersi* although he had not critically examined the types of the former. Dr. Stanley H. Weitzman of the Smithsonian Institution kindly examined the paratype of *Ch. markhami* for us and determined that it has the preoperculo-mandibular canal joined to the temporal canal. In addition there are no spines on the preopercular as stated by Miller and Reseck (1961 : 51 ; the sentence is not clear, probably due to a loss in setting proof). Instead, the interopercular ends posteroventrally in a spinous point, directed posteriorly and a little dorsally, adjacent to a ventral posteriorly directed spine of the subopercular, which is the typical condition for the genus. This is sufficient evidence to place *Ch. markhami* in the synonymy of *Ch. myersi*.

There is also an error regarding the lateral lines in the original description of *Ch. markhami*. The lateral line is said to consist of 72-73 scales extending from above the operculum to the end of the soft dorsal and originating above the 5th anal ray. Here also some information must have been inadvertently left out in proof, for 72-73 scales is within the range of the lower lateral line which would originate above the anterior part of the anal fin, but is far too low for the upper lateral line without it being a diagnostic character for the species. The original description, therefore, lacks an upper lateral line count.

Chionodraco hamatus (Lönnberg, 1905)

Chaenichthys rhinoceratus subsp. *hamatus*, Lönnberg, 1905 : 47 (original description ; type locality : south of Snow Hill Island, 64°36′S, 57°42′W, 125 m depth).

Chionodraco hamatus, Lönnberg, 1906 : 99 (description) ; Regan, 1913 : 288 (descriptive notes) ; Norman, 1937 *b* : 77 (description and illustrations) ; Norman, 1938 : 79 (brief description, literature) ; DeWitt, 1971 : 9, pl. 5 (distribution) ; Permitin, 1973 : 213 (reproduction).

Chionodraco kathleenae, Regan, 1914 *a* : 13 (original description ; type locality : Ross Sea, 74°25′S, 179°3′E, 296 m depth) ; Regan, 1914 *b* : 12 (description and illustration) ; Waite, 1916 : 41 (description ; table of counts and measurements) ; Norman, 1937 *b* : 77 (description and illustrations) ; Norman, 1938 : 78 (literature, description and illustration) ; Barsukov & Permitin, 1959 : 380, 381 (listed) ; Barsukov & Permitin, 1960 : 101 (listed) ; Reseck, 1961 : 112, 114 (listed) ; Gosse, 1968 : 2 (listed), 8 (brief description, counts) ; DeWitt, 1971 : 9, pl. 5 (distribution).

Material examined : 30 specimens as follows : NRMS 3160 : Swedish S. Polar Exped. St. 6, S. of Snow Hill Island (1, holotype of *Ch. hamatus*). BMNH 1913.12.4.191 : Ross Sea (1, syntype of *Ch. kathleenae*). BMNH 1913.12.4.192-194 : McMurdo Sound (3, syntypes of *Ch. kathleenae*). BMNH 1937.9.21.150-152 : 66°45′S, 62°03′E (3). USC-" Eltanin " St. 1873 : Ross Sea (1).

TABLE V. — Measurements (mm) and counts from types of *Chionodraco hamatus*, *Ch. kathleenae* and *Ch. rastrospinosus* and a specimen of *Ch. myersi*. Unless otherwise indicated parentheses imply an uncertain count.

	NRMS 3160 *Ch. hamatus* (Holotype)	BMNH 1913.12.4.191	BMNH 1913.12.4.192-194 Syntypes of *Ch. kathleenae*			BMNH 1937.7.12. 792 : *Ch. myersi*	USNM 217422 *Ch. rastrospinosus* (Holotype)
SL	327	416	263	255	—	243	210
HL	116	153	103	95.1	100	84.3	76.6
O	27.2	25.6	23.2	20.8	21.1	20.8	14.2
SnL	51.7	67.4	46.2	43.7	46.2	40.1	37.6
Sn-N	41.0	51.8	35.3	33.4	34.1	29.5	27.7
N-O	9.0	13.0	7.7	8.0	8.6	8.4	8.5
N-N	25.0	29.9	18.5	17.1	16.4	13.7	15.0
IO	35.7	40.9	27.3	27.2	25.7	19.6	22.0
POL	37.0	61.1	37.4	—	—	24.8	24.4
UJL	67.2	75.0	57.5	54.8	56.7	—	43.0
CPL	21.2	26.8	17.9	17.3	20.4	17.7	14.5
CPD	17.4	17.4	12.6	11.1	11.4	10.4	9.4
D-C	24.6	31.7	22.8	21.5	23.2	21.2	17.4
BD (AO)	45.4	61.0	39.2	32.6	—	29.7	28.2
Sn-D_1	111	141	96.8	89.0	—	83.2	72.9
Sn-D_2	155	204	—	120	—	109	99.6
Sn-AO	192	238	—	145	—	134	117
AO-C	140	183	—	117	—	117	95.9
AO-V	71.7	85.7	54.5	56.2	—	41.8	45.7
CL	38.7	42.8	—	—	—	—	32.8
PL	72.8	85.3	67.7	63.2	—	54.8	51.9
VL	65.3	83.2	64.5	—	—	73.2	62.9
LDSp (No)	72.5 (4)	65.4 (3)	48.3 (3)	—	—	39.2	24.8 (2)
6DRL	29.1	—	—	—	—	—	19.0
6ARL	22.4	29.5	—	—	—	18.8	—
AGRAr_1	1 + 1 + 5 = 7	1 + 0 + 6 = 7	1 + 0 + 3 = 4	—	—	2 + 0 + 5 = 7	1 + 0 + 11 = 12
D_1	7	7	6	6	6	6	5
D_2	38	42	38	39	40	38	39
A	34	38	34	35	35	35	34
C	—	13	13	13	13	13	13
P	23 & 23	23 & 23	22 & 22	24 & 23	23 & 23	21 & 21	23 & 22
ULL	97 & 102	110 & 113	95 & 81 + 17	89 & 95	112 & 112	74 + 10 & 90	94 & 94
MLL	(7 & 9)	10 & 10	13 & 13	14 & 10	13 & 13	12 & 12	13 & 12
LLL	(69 & 65)	(84 & 76)	59 + (12) & 73	1 + 61 & 52	(85) & 85	62 & 65	59 & 64
Br	6 & 6	7 & 6	6 & 6	6 & 6	6 & 6	5 & 6	6 & 6
POMP	12 & 12	12 & 13	(11) & 13	—	—	13 & 14	13 & 13
IOP	10 & 10	8 & 7	9 & 8	—	—	8 & 9	9 & 9
SOP	11-1-8	12-1-10	13-1-11	—	—	13-1-12	12-1-12
TP	6 & 6	? & 6	6 & 6	—	—	5 & 5	6 & 6
STP	5	3	5	—	—	3	3
AO : D_2R	9	9	6	—	—	7	7
P : AR	1	1	6	—	—	6	6
V : AR	DNR	—	5	—	—	12	9

USC-" Eltanin " St. 1892 : Ross Sea (3). USC-" Eltanin " St. 1896 : Ross Sea (4). USC-" Eltanin " St. 1995 : Ross Sea (2). USC-" Eltanin " St. 2029 : Ross Sea (1). USC-" Eltanin " St. 2036 : Ross Sea (2). USC-" Eltanin " St. 2041 : Ross Sea (1). USC-" Eltanin " St. 2104 : Ross Sea (1). USC-" Eltanin " St. 2125 : Ross Sea (1). UMOD 87 : Ross Sea (2). UMOD 146-4 : " Hero " Cr. 72-2, St. 96 : Argentine Islands (4).

Diagnosis : Rostral spine present, retrorsly curved ; ridges and crenulations of frontals present in interorbital region (may be indistinct, more rarely absent, in small specimens) ; preoperculo-mandibular canal separate from temporal canal ; gill rakers nondentigerous low knobs, those on lower limb of first arch 2-7 in number ; third spine of first dorsal usually longest ; 21-24 pectoral rays ; 89-115 scales in upper lateral line ; vertebrae 22-26 + 36-39 = 58-63.

Description

The following description is based primarily upon the types of *Ch. hamatus* and *Ch. kathleenae*. Table V presents measurements and counts for the types ; table VI presents data from the " Hero " and other specimens examined.

Body compressed, deepest anteriorly and tapering to caudal peduncle. Snout long, flattened anteriorly ; rostral spine placed between anterior ends of maxillaries. Nostrils short tubes with the hind border slightly raised, placed much nearer eyes than tip of snout. Frontals forming a pair of prominent ridges on snout through which run the supraorbital canals. A low flat median region separates the ridges, which broaden laterally in the interorbital region to become the prominent supraorbital flanges with crenulate or bluntly spinose edges. The projections are the lateral ends of ridges extending fan-like from points near where the supraorbital commissure joins each supraorbital canal. The supraorbital commissure is visible as a low, slightly curved ridge crossing the posterior part of the interorbital space. The two ridges on the snout merge posteriorly with the median depressed region in the interorbit to form a fairly smooth concave cross-section.

The concavity of the interorbital space is continued onto the medial part of the head behind the eyes, this area bounded laterally by prominent rounded fronto-parietal ridges which curve medially from near the postero-dorsal edges of the eyes. Further laterally on each side is a sphenotic-pterotic ridge. The sphenotic forms a prominent knob just behind the eye above the posteriormost suborbital. Postero-ventral corner of interopercle produced into a ventrally curved spine. Ventral angle of subopercular produced into a postero-ventrally directed spine placed immediately posterior to interopercular spine. Opercular with a strong postero-dorsally directed ridge and process bearing a series of posteriorly directed spines along its postero-ventral edge and ending in a flat expansion which may bear spines on its posterior edge.

Mouth large, lower jaw narrower than upper and extending slightly beyond it. All teeth small, conical and curved, in two or three rows, the third row appearing on the anterior parts of the jaws in larger specimens. Teeth of inner row largest ; in lower jaw inner row usually, less often the outer row, extends farthest posteriorly ; in upper jaw outer row extends farthest posteriorly. Middle row of teeth becomes longer in larger specimens, sometimes extending two thirds length of jaw. Upper pharyngeal teeth present in two

patches on each side, the first smaller and oval-shaped, the second larger and somewhat shield-shaped ; fifth ceratobranchial toothed. Oral valves well developed, extending laterally nearly entire length of jaws. Gill rakers all very small rounded nondentigerous knobs. Only a single series developed on any arch, corresponding to the anterior series in other groups (*e.g.* Nototheniidae).

First dorsal fin of slender flexible spines, the third usually longest in larger specimens, less often the second or fourth ; small " Hero " specimens have first or second spines longest. Second dorsal and anal fins lower, highest near anterior end. Caudal fin rounded posteriorly. Pectoral fins broad but not especially long ; upper half of posterior margin nearly truncate, lower half rounded. Pelvic fins narrow and elongate, the spine and first two rays encased in thick skin.

Three body lateral lines : upper extending from upper end of opercular opening near base of dorsal fin nearly to base of caudal fin ; middle extending from caudal pedunele onto base of caudal fin ; lower placed near base of anal fin and extending onto caudal peduncle. Cephalic lateral lines normal in pattern ; preoperculo-mandibular canal not joined to temporal canal. The numbers of pores in the canals vary considerably, even between sides of the same specimen.

The normal color pattern can best be described as a series of four large pale circles on a dark background, each circle with a dark center and displaced ventrally such that their lower parts are incomplete. Dark cross bars remain between the circles and at each end of the series as follows : first at base of first dorsal fin extending down to base of pectoral fin and continued as marks on lateral and medial (anterior and posterior) sides of base of fin ; second lies below anterior one-third of second dorsal fin, is broad above and narrow ventrally (following curves of pale circles on each side of it) ; third and fourth below middle and posterior thirds of second dorsal and similar in shape to second cross bar. There is often a pale area in the upper broad region of the cross bars. A posterior cross bar, behind last pale circle, present as dark pigment at base of caudal fin. On some specimens the dark centers of the pale circles extend dorsally to form more or less distinct and less complete cross bars. Larger specimens acquire dark pigment on the lower parts of the body, from about midside to lower lateral line, which obscures or obliterates the lower portions of the above pattern.

A dorso-medial dark area present anterior to first dorsal fin, usually crossed (in small specimens) by a narrow pale line. Top of head and all of snout variously mottled and blotched, generally darker and with less distinct markings in larger specimens. Cheek normally with two dark regions ; a broad area below eye extending from orbit to inner edge of preopercular and articulo-quadrate joint, sometimes with an indistinct pale area in it ; the other a fan-shaped area extending from postero-ventral edge of orbit to just above angle of preopercular. Premaxillary often with three dark spots ; maxillary with two dark areas, the larger posterior. Lining of mouth pale. First dorsal fin uniformly blackish.

Discussion

We have been unable to find any significant differences between the two nominal species *Ch. hamatus* and *Ch. kathleenae* (*i. e.* specimens from the peninsular region versus

Table VI. — Selected measurements (mm) and counts from specimens of *Chionodraco hamatus* other than types. Unless otherwise indicated parentheses imply an uncertain count.

	BMNH 1937.9.21.150-152			USC-Elt. 1873	USC-Elt. 1892		
SL	258	—	—	348	239	242	264
HL	95.5	111	156	133	90.9	92.7	103
O	21.7	29.9	32.5	27.7	17.8	18.1	18.8
SnL	45.3	49.9	72.7	60.5	44.4	44.8	50.8
Sn-N	34.7	37.1	56.7	45.4	33.0	34.3	39.4
N-N	17.1	18.7	30.3	27.5	15.3	15.4	18.5
IO	25.1	28.5	39.4	40.6	—	25.0	—
POL	30.2	38.5	55.1	46.2	30.1	30.8	33.7
BD (AO)	—	—	—	56.1	27.6	29.2	31.7
AO-V	61.6	78.6	106	80.9	51.9	57.2	64.1
CL	—	—	—	42.1	32.4	28.8	36.3
VL	—	68.6	85.7	80.1	76.5	69.4	76.3
LDSp (No)	36.3	43.3 (3)	84.6 (3)	76.2 (3)	36.7 (3)	35.3 (3)	38.2 (3)
$AGRAr_1$	1 + 1 + 3 = 5	2 + 1 + 3 = 6	1 + 1 + 7 = 9	1 + 0 + 3 = 4	2 + 1 + 6 = 9	2 + 0 + 5 = 7	1 + 1 + 3 = 5
D_1	6	6	5	6	6	6	6
D_2	40	40	42	38	41	41	41
A	35	36	36	34	37	36	36
P	24 & 24	22 & 23	23 & 23	24	22 & 23	23 & 23	23 & 24
ULL	111 & 105	95 & 82 + 17	—	97	101	—	—
MLL	10 & 9	7 & 9	—	16	9	—	—
LLL	77 & 79	44 + 13 & 70	—	69	63	—	—
Br	6 & 6	6 & 6	—	6 & 6	6 & 6	6 & 6	6 & 6
Sex	—	—	—	♂	♂	♂	♀
POMP	13 & 14	13 & 13	—	15	13 & 13	—	—
IOP	9 & 8	8 & 8	—	9	7 & 8	—	—
SOP	12 & 12 *	11-1-12	—	12-1-	11-1-	—	—
TP	6 & 6	? & 6	—	6	6	—	—
STP	3	3	—	3	3	—	—
$AO : D_2R$	—	—	—	8	9	—	—
V : AR	—	DNR	—	DNR	12	6	7

* Supraorbital commissure and coronal pore absent.

TABLE VI. — *Chionodraco hamatus* (continued).

	USC-Elt. 1896				USC-Elt. 1995	
SL	265	289	306	308	328	357
HL	105	115	126	116	123	136
O	21.5	20.7	23.0	24.8	25.4	26.6
SnL	49.5	55.9	60.7	55.1	59.0	62.4
Sn-N	37.8	44.0	45.8	42.4	44.6	48.0
N-N	18.1	21.9	23.3	22.4	24.0	28.4
IO	30.0	29.6	33.0	29.8	36.8	40.5
POL	35.1	38.8	44.2	37.5	40.2	46.4
BD (AO)	34.7	40.4	54.6	42.8	52.2	64.1
AO-V	56.5	62.8	68.7	73.9	69.5	96.5
CL	35.4	38.6	41.2	36.3	41.5	43.8
VL	74.3	81.3	86.7	74.8	75.3	75.0
LDSp (No)	43.3 (3)	49.2 (3)	65.4 (2)	59.5 (2)	60.9 (2)	65.4 (3)
$AGRAr_1$	$1+1+6=8$	$2+1+5=8$	$1+0+4=5$	$1+0+5=6$	$1+1+2=4$	$1+1+5=7$
D_1	5	6	5	5	5	5
D_2	42	42	42	42	40	39
A	38	37	38	38	36	34
P	23	23 & 23	24 & 23	23 & 24	24 & 23	22 & 22
ULL	112	—	—	103 & 105	97 & 98	—
MLL	12	—	—	11 & 13	13 & 12	—
LLL	73	—	—	77 & 62	72 & 77	—
Br	6 & 6	6 & 6	—	6 & 6	6 & 6	6 & 6
Sex	♂	♂	♂	♂	♂	♀
POMP	13	—	—	(13) & 12	13 & 13	—
IOP	8	—	—	8 & 8	8 & 8	—
SOP	10-1-	—	—	11-1-10	11-1-11	—
TP	6	—	—	6 & 6	6 & 6	—
STP	3	—	—	3	3	—
$AO : D_2R$	8	—	—	8	11	11
V : AR	8	7	9	1	1	DNR

TABLE VI. — *Chionodraco hamatus* (continued).

	USC-Elt. 2029	USC-Elt. 2036		USC-Elt. 2041	
SL	117	265	279	221	236
HL	44.7	102	106	81.5	86.5
O	10.4	20.2	21.4	17.3	19.0
SnL	22.8	51.4	50.5	42.2	42.3
Sn-N	17.2	39.1	38.9	32.9	31.7
N-N	6.7	18.3	20.3	14.1	14.8
IO	9.8	27.9	29.5	22.3	21.0
POL	12.2	30.5	35.4	23.5	27.1
BD (AO)	9.9	—	38.8	23.9	30.6
AO-V	27.8	—	59.2	48.3	51.7
CL	—	36.7	36.4	34.8	36.6
VL	46.1	76.6	73.2	73.4	67.3
LDSp (No)	12.2 (2)	48.2 (2)	47.8 (3)	33.9 (2)	38.6 (2)
$AGRAr_1$	2 + 1 + 6 = 9	1 + 1 + 6 = 8	2 + 0 + 7 = 9	1 + 1 + 4 = 6	2 + 1 + 4 = 7
D_1	6	6	5	6	5
D_2	42	41	41	42	39
A	36	38	36	37	35
P	23	24 & (21) **	22 & 23	22 & 22	23 & 23
ULL	114	—	113	108 & 115	106 & 105
MLL	(6)	—	11	14 & 16	11 & 13
LLL	(80)	—	75	69 & 76	83 & 82
Br	6	6 & 6	6 & 6	6 & 6	6 & 6
Sex	?	♂	♂	♀	♀
POMP	—	—	13	13 & 12	13 & 14
IOP	—	—	8	8 & 8	8 & 8
SOP	—	—	11-1-	10-1-10	12 & 12 *
TP	—	—	6	?	6 & 6
STP	—	—	3	?	3
AO : D_2R	8	—	9	9	10
V : AR	15	—	6	11	10

* Supraorbital commissure and caronal pore absent.
** There appears to be fusion in region of rays 10-13 which may account for low number.

TABLE VI. — *Chionodraco hamatus* (continued).

	USC-Elt. 2125	UMOD 87		UMOD 146-4			
SL	340	328	282	132	124	132	125
HL	128	121	113	51.1	48.1	49.9	47.9
O	24.9	24.1	22.6	9.4	9.7	10.1	9.9
SnL	62.9	58.5	55.1	25.4	23.3	25.2	23.9
Sn-N	47.9	44.6	42.3	19.3	17.1	18.6	17.9
N-N	27.1	22.8	18.6	8.7	8.1	8.6	8.4
IO	39.3	35.2	29.9	11.5	11.2	11.4	11.7
POL	43.2	42.7	36.6	15.7	15.2	14.7	14.0
BD (AO)	60.5	35.5	32.3	14.5	14.2	14.5	13.8
AO-V	91.5	76.0	54.2	30.4	27.3	30.9	26.8
CL	42.4	43.0	39.8	20.9	20.3	19.7	19.8
VL	74.6	80.0	79.1	43.3	42.7	40.1	39.2
LDSp (No)	45.6 (3)	47.9 (2)	54.4 (3)	13.8 (2)	13.7 (1 + 2)	13.8 (1)	14.0 (2)
$AGRAr_1$	1 + 0 + 4 = 5	1 + 1 + 4 = 6	1 + 1 + 7 = 9	1 + 0 + 4 = 5	2 + 0 + 7 = 9	2 + 1 + 6 = 9	2 + 0 + 5 = 7
D_1	6	5	6	5	4	5	6
D_2	38	41	40	39	40	38	39
A	33	36	36	33	35	34	34
P	23 & 23	23 & 23	23	22 & 22	23 & 23	22 & 22	22 & 23
ULL	—	—	(105)	90 & 94	97 & 99	96 & 100	103 & 103
MLL	—	—	17	9 & 6	8 & 8	16 & 2 + 11	1 + 3 + 1 + 1 & 1 + 4
LLL	—	—	78	56 & 50	73 & (68)	73 & 68	(74) & (71)
Br	6 & 6	6	6	6 & 6	6 & 6	6 & 6	6 & 6
Sex	♀	♀	♂	♂	—	♂	?
POMP	—	13 & 13	12	11 & 13	13 & 13	12 & 14	13 & 13
IOP	—	8 & 9	8	8 & 8	9 & 9	8 & 8	9 & 9
SOP	—	11-1-11	12-1-	10-1-8	11-1-11	10-1-10	9-1-9
TP	—	6 & 6	6	6 & 6	5 & 5	5 & 5	5 & 5
STP	—	(3)	3	3	2	3	(3)
AO : D_2R	—	10	10	9	7	7	9
V : AR	DNR	(5)	10	9	13	8	11

specimens from East Antarctica) except for vertebral number and second dorsal and anal fin ray counts (fig. 6). Norman (1938 : 79) stated that *Ch. hamatus* was close to *Ch. kathleenae* but had somewhat larger eyes and a broader interorbital space. From our examination of the types of both species we identified eleven characters that we though might show significant differences. They are : head length, snout length, nostril to nostril distance, orbital diameter, interorbital width, postorbital head length, body depth, distance between pelvic base and anal fin origin, pelvic fin length, caudal fin length, and length of

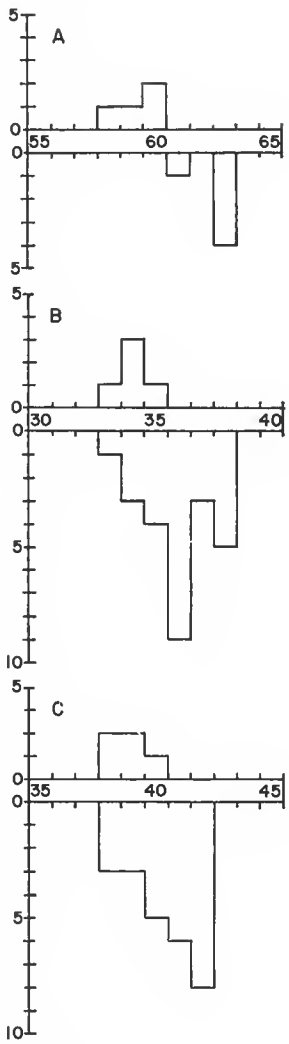


Fig. 6. — *Chionodraco hamatus* : comparisons of numbers of total vertebrae (A) and rays in second dorsal (B) and anal (C) fins between material from West and East Antarctica. Upper graph of each pair represents West Antarctica (peninsular region) ; lower graph East Antarctica (Ross Sea). Vertical axes equal numbers of individuals ; horizontal axes counts for characters.

longest first dorsal spine. These measurements were made upon all of the material at our disposal, plotted as percent of the standard length (head) or head length (all the others) and plotted as original measurements against standard length or head length.

There appeared to be no obvious differences between the two samples : ranges of percents overlapped broadly or completely and inspection of the graphs showed similar overlaps. Regressions of the type $Y = ax^b$ were fitted to log-transformed data by the method of Bartlett's Best Fit and regression coefficients were compared by means of t-tests (Simpson, Roe and Lewontin, 1961). In all comparisons " b " values were not statistically different (p always greater than 0.6 ; in all but two cases greater than 0.9) whereas values of log a showed highly significant differences (p always less than 0.001). We interpret these results as indicating populational differences between the two regions, but not of a structural nature since the biological meaning of the statistic " a " is not clear (Gould, 1966). Observed ranges of percents can be attributed to allometric changes with size added to individual variation. Table VII presents the statistical data used in the comparisons.

The differences in numbers of vertebrae (due almost entirely to abdominal vertebrae : 22-23 in specimens from the peninsular region, 24-26 in specimens from East Antarctica) and dorsal and anal rays are significant. We believe, however, that they can be interpreted as the result of development in waters of different temperatures (Lindsey and Harrington, 1972 ; Tåning, 1952). Bottom temperatures in the Ross Sea where *Ch. kathleenae* has been captured are distinctly lower than bottom temperatures about the Antarctic Peninsula in the regions where *Ch. hamatus* has been taken, at least in summer (reviewed by DeWitt, 1971 ; see also Gordon and Goldberg, 1970 ; Gordon and Tchernia, 1971).

Norman (1937 *b* : 78 ; 1938 : 79) identifies two pelagic juvenile channichthyids as *Ch. hamatus* (BMNH 1937.4.23.2-3) and compares them with juveniles identified as *Ch. kathleenae*. One of us examined the supposed *Ch. hamatus* young and obtained pelvic fin counts of I,4. They must, therefore, be *Chaenodraco wilsoni*, the only channichthyid with four pelvic rays. The identification of most pelagic juveniles of this family has not been worked out.

Chionodraco rastrospinosus n. sp.

Chionodraco kathleenae (*non* Regan, 1914 *a*), López and Bellisio, 1967 : 33 (description and illustration ; tables of measurements and counts) ; Bellisio, López and Tomo, 1972 : 15 (listed).

Material examined : 26 specimens as follows. (Holotype + paratypes) : BMNH 1939.6.20.35 : S. Shetland Islands (1). BMNH 1939.6.21.2-3 : 62°03'S, 56°46'W (2). USC-" Eltanin " St. 418 : 62°39'S, 56°10'W (1). USC-" Eltanin " St. 422 : 62°18'S, 57°59'W (6). USC-" Eltanin " St. 426 : 62°27'S, 57°58'W (3). USC-" Eltanin " St. 428 : 62°41'S, 57°51'W (4). USC-" Eltanin " St. 437 : 62°50'S, 60°40'W (1). USC-" Eltanin " St. 1003 : 62°41'S, 54°43'W (1). " Eltanin " St. 1084 : 62°22'S, 46°50'W (1). Normana Strait : 60°40'S, 45°38'W, collected by E. L. Twelves (1). USNM 217422 : " Hero " Cruise 72-2, St. 96 (1, Holotype). MNHN 1977-460 : " Hero " Cruise 72-2, St. 96 (1, paratype). UMOD 146-3 : " Hero " Cruise 72-2, St. 96 (3, paratypes).

Diagnosis : Rostral spine present, retrorsly curved ; ridges and crenulations of frontals present in interorbital region (sometimes indistinct or absent in small specimens) ; preoperculo-mandibular canals separate from temporal canals ; gill rakers low and blunt, with one to several tooth-like spines, those on lower limb of first arch 8-14 in number ; second spine of first dorsal usually longest ; pectoral rays 21-23 ; 94-118 scales in upper lateral line ; vertebrae 22-25 + 35-39 = 59-62.

Discussion

We have been unable to find any significant differences between *Ch. rastrospinosus* and *Ch. hamatus* except for the morphology and numbers of gill rakers correlated with a strong difference in distributional pattern. Nearly all specimens of *Chionodraco* from West Antarctica belong with *Ch. rastrospinosus*, the only exceptions known to us being the holotype of *Ch. hamatus* and four of the " Hero " specimens. All *Chionodraco* from East Antarctica belong with *Ch. hamatus* (as presently recognized) and the very distinct *Ch. myersi*. Measurements and counts for *Ch. rastrospinosus* are given in table VIII. Regressions as described for *Ch. hamatus* were fitted to data for the same characters in *Ch. rastrospinosus* and the resulting equations compared with those for *Ch. hamatus*, using all material (table IX). For all characters " b " values are not significantly different between the two groups (p always greater than 0.5) whereas all log a values are highly significantly different. We again interpret these results as indicating no discernible differences between the groups.

If the only distinction between these two groups was the number of gill rakers we would probably consider them different at only some sub-specific level. However, since in addition to the numerical differences there are distinct morphological differences (in one the gill rakers have several large tooth-like spines whereas the other has very low smooth knobs) we feel justified in considering the groups specifically distinct.

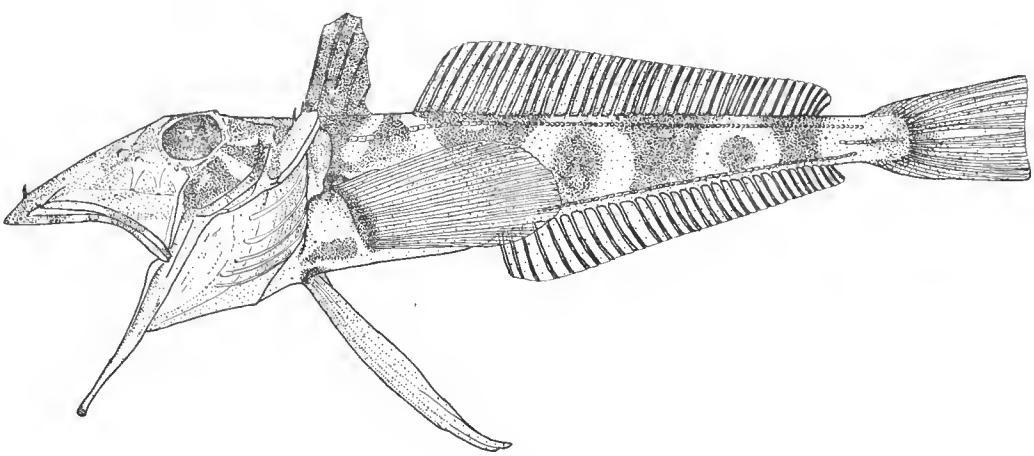


Fig. 7. — *Chionodraco rastrospinosus*, Holotype, USNM 217422, 210 mm SL, lateral view.

TABLE VII. — Regression parameters and associated data for morphometric comparisons between the nominal species *Chionodraco hamatus* (West Antarctica) and *Ch. kathleenae* (East Antarctica). Log- transformed data fitted to equations of the type LogY = log a + b (log x) by means of Bartlett's Best Fit where X_1 and X_3 are sums of X values in first and third groups ; S^2_{xp}, S^2_{yp}, and S_{xyp} are pooled within-group variances of X, Y and the estimate, respectively ; S^2_b is the variance of the slope ; $n_{1,3}$ and N are the numbers of paired observations in the first and third groups, and the total sample, respectively ; t_b is Student's t for comparing slopes, with $N_1 + N_2 - 6$ degrees of freedom. Upper figures for each character pair are for *Ch. hamatus* ; the lower for *Ch. kathleenae*.

Characters	log a	b	ΣX_1	ΣX_3	S^2_{xp}	S^2_{yp}	S_{xyp}	S^2_b	$n_{1,3}$	N	t_b
HL on SL	— 0.246077	0.919283	4.190	4.636	0.038813	0.031684	0.035066	0.000013	2	5	0.169885
	— 0.368276	0.978571	16.366	17.766	0.005385	0.005032	0.005114	0.000180	7	22	
O on HL	— 0.581880	0.939024	3.362	3.772	0.031684	0.056882	0.042453	0.005091	2	5	0.004219
	— 0.346929	0.831787	15.366	16.983	0.004549	0.005124	0.004376	0.000992	8	25	
SnL on HL	— 0.152066	0.907317	*	*	*	0.025362	0.028302	0.000087	2	5	0.009939
	— 0.208303	0.945578	*	*	0.004549	0.003772	0.004070	0.000142	8	25	
N-N on HL	— 1.330194	1.331707	*	*	*	0.049284	0.039516	0.000226	2	5	0.004062
	— 1.468349	1.360544	*	*	0.004549	0.006161	0.005079	0.000762	8	25	
IO on HL	— 1.059822	1.256098	*	*	*	0.057243	0.042453	0.000583	2	5	0.002896
	— 0.915544	1.174064	13.458	14.900	0.005291	0.008260	0.006297	0.000768	7	22	
POL on HL	— 0.684951	1.097561	*	*	*	0.033349	0.032396	0.000404	2	5	0.058901
	— 0.996600	1.255903	15.416	16.983	0.005191	0.009314	0.006653	0.000791	8	23	
BD on HL	— 1.054415	1.309756	*	*	*	0.056882	0.042453	0.000029	2	5	0.059573
	— 1.678924	1.607731	13.393	14.790	0.005223	0.016538	0.008571	0.002479	7	20	
AO-V on HL	— 0.496344	1.151220	*	*	*	0.036100	0.033820	0.000223	2	5	0.006095
	— 0.444430	1.111318	15.375	*	0.004929	0.006674	0.004909	0.001851	8	23	
CL on HL	0.023169	0.758537	*	*	*	0.018090	0.023941	$2.699 \times 10_{-7}$	2	5	0.448443
	0.324425	0.613938	11.803	12.707	0.000869	0.001021	0.000349	0.000920	6	18	
VL on HL	0.697851	0.541463	*	*	*	0.008541	0.016020	0.000482	2	5	0.027740
	1.114350	0.371760	13.434	14.900	0.005271	0.002324	0.002919	0.000882	7	22	
LDSp on HL	— 1.799996	1.748780	*	*	*	0.128522	0.063813	0.002229	2	5	0.063386
	— 1.114053	1.370134	15.416	16.983	0.005191	0.016925	0.008649	0.002969	8	23	

* Same values as for O on HL.

TABLE VIII. — Selected measurements and counts from paratypes of *Chionodraco rastrospinosus*. Unless otherwise indicated parentheses imply an uncertain value or observation.

	BMNH 1939.6.20.35	BMNH 1933.6.21.2-3		USC-Elt. 418	USC-Elt. 422					
SL	248	121	141	344	(97.7)	(91)	(99)	(92)	(93)	(91)
HL	92.3	44.3	51.2	133	—	—	—	—	—	—
O	18.6	8.7	10.3	23.7	8.5	—	—	—	—	—
SnL	43.8	21.5	25.4	66.4	—	—	—	—	—	—
Sn-N	30.4	15.0	17.9	48.8	—	—	—	—	—	—
N-N	17.0	7.1	8.8	30.1	—	—	—	—	—	—
IO	24.2	10.3	12.7	43.9	—	—	—	—	—	—
POL	33.8	13.8	15.8	47.7	—	—	—	—	—	—
BD (AO)	33.0	12.4	16.6	52.1	—	—	—	—	—	—
AO-V	55.4	27.7	34.6	81.7	—	—	—	—	—	—
CL	—	—	—	51.0	—	—	—	—	—	—
VL	67.1	36.8	45.6	71.7	—	—	—	—	—	—
LDSp (No)	28.4 (2 & 3)	11.4 (2)	12.4 (2)	41.1(2)	—	—	—	—	—	—
$AGRAr_1$	1 + 0 + 11	1 + 0 + 10	3 + 0 + 11	2 + 0 + 9	2 + 1 + 11	2 + 0 + 12	1 + 1 + 8	- + - + 9 & - + - + 10	1 + 0 + 11	2 + 0 + 12
D_1	5	6	5	5	—	—	—	—	—	—
D_2	39	40	39	39	—	—	—	—	—	—
A	35	36	35	35	—	—	—	—	—	—
P	23	23 & 23	23 & 23	22 & 23	—	—	—	—	—	—
ULL	114 & 113	—	—	108 & 106	—	—	—	—	—	—
MLL	11 & 13	—	—	(11 & 13)	—	—	—	—	—	—
LLL	1 + 63 & 72	—	—	73 & 74	—	—	—	—	—	—
Br	6	6	6 & 7	6 & 6	—	—	—	—	—	—
Sex	—	—	—	♀	—	—	—	—	—	—
POMP	15 & 14	—	—	15 & 13	—	—	—	—	—	—
IOP	10 & 10	—	—	12 & 9	—	—	—	—	—	—
SOP	10-1-12	—	—	12-1-11	—	—	—	—	—	—
TP	6 & 6	—	—	6 & 7	—	—	—	—	—	—
STP	3	—	—	3	—	—	—	—	—	—
AO : D_2R	7	—	—	9	—	—	—	—	—	—
V : AR	6	—	—	DNR	—	—	—	—	—	—

TABLE VIII. — *Chionodraco rastrospinosus* (continued).

	USC-Elt. 426			USC-Elt. 428				USC-Elt. 437
SL	241	231	219	230	214	256	254	330
HL	87.2	88.8	83.0	87.5	—	98.3	94.0	123
O	16.5	16.8	17.1	17.0	16.0	19.7	17.3	26.7
SnL	42.1	43.5	40.0	40.5	—	46.1	45.0	56.4
Sn-N	30.3	31.9	28.9	29.6	—	33.8	33.5	41.6
N-N	14.9	15.9	14.9	16.6	—	17.3	17.6	26.5
IO	24.5	24.3	23.9	22.2	24.7	26.2	26.0	39.4
POL	27.1	30.2	26.4	(30)	—	30.4	31.1	42.7
BD (AO)	24.3	25.8	26.9	25.3	—	27.5	29.2	47.5
AO-V	58.1	50.3	55.9	54.7	—	65.0	59.7	74.6
CL	(33.7)	34.6	33.9	—	—	39.0	39.1	44.2
VL	70.9	70.4	64.4	72.9	—	71.2	67.8	64.4
LDSp (No)	28.2 (2)	34.3 (2)	24.4 (2)	—	—	34.8 (2)	30.8 (2 & 3)	53.8 (2)
$AGRAr_1$	1 + 1 + 11	2 + 0 + 8	2 + 0 + 11	1 + 0 + 9	1 + 0 + 8	2 + 0 + 12	2 + 0 + 12	2 + 0 + 13
D_1	6	5	4	5	5	5	6	6
D_2	42	40	40	39	40	40	40	41
A	36	35	35	35	35	35	35	36
P	22 & 22	23 & 22	23 & 21	22 & 22	23 & 23	23 & 23	23 & 23	22 & 22
ULL	104 & 110	115 & 114	113 & 114	115 & (106)	100	107 & 108	110 & 107	—
MLL	(7 & 6)	11 & 18	11 & 12	(11)	10	11 & 12	7 & 6	—
LLL	68 & 68	82 & 79	80 & 79	(78 & 84)	70	73 & 72	(70) & 77	—
Br	6 & 6	6 & 6	6 & 6	6 & 6	6	6 & 6	6 & 6	6 & 6
Sex	♂	♀	♀	♀	♂	—	♀	♂
POMP	13 & 13	14 & 13	13 & 12	13 & 13	—	(12) & 11	13 & 13	12 & 13
IOP	8 & 8	9 & 9	10 & 9	11 & 12	—	9 & 10	9 & 9	10 & 9
SOP	10-1-10	12-1-11	10-1-11	(11)-1-12	—	?-1-13	10-1-11	11-1-11
TP	6 & 6	7 & 6	6 & 6	6 & 6	—	5 & 4	6 & 6	6 & 6
STP	3	3	3	4	—	3	3	3
AO : D_2R	10	10	8	8	—	8	9	9
V ; AR	6	11	7	9	—	(5)	4	DNR

TABLE VIII. — *Chionodraco rastrospinosus* (continued).

	USC-Elt. 1003	USC-Elt. 1084	BMNH " Normana Straits "	MNHN 1977-460	UMOD 146-3		
SL	270	253	323	146	152	143	156
HL	103	97.1	123	56.7	50.0	52.1	55.9
O	19.4	16.9	23.3	11.7	10.4	10.7	10.3
SnL	50.0	47.7	57.2	27.3	24.8	25.3	27.5
Sn-N	36.4	34.5	42.6	19.5	17.1	17.5	19.9
N-N	20.1	17.7	22.6	9.5	9.4	8.9	10.4
IO	29.6	30.6	33.5	13.2	13.4	11.9	14.3
POL	34.6	33.5	43.8	18.4	15.6	16.3	18.0
BD (AO)	40.7	33.6	48.3	19.4	15.6	16.5	19.0
AO-V	49.9	42.6	80.3	29.5	28.1	29.1	36.3
CL	42.4	36.4	45.1	25.0	23.8	22.5	23.5
VL	73.9	76.6	67.8	47.3	46.9	46.3	49.0
LDSp (No)	43.5 (3)	39.5 (2)	61.8 (3)	14.8 (2)	14.3 (2)	15.5 (2)	15.9 (1)
$AGRAr_1$	1 + 1 + 10	0 + 1 + 11	2 + 0 + 13	2 + 0 + 14	1 + 0 + 10	2 + 0 + 10	1 + 0 + 14
D_1	6	5	5	5	5	6	5
D_2	36	42	40	41	41	40	39
A	35	35	37	36	36	34	35
P	23	22	23 & 23	23 & 23	22 & 22	23 & 23	22 & 22
ULL	104	112	107 & 108	115 & 114	107 & 105	106 & 107	118 & 113
MLL	14	9	11 & 10	11 & 11	15 & 13	12 & 17	11 & 13
LLL	82	78	70 & 70	83 & 92	65 & 68	(64 & 65)	75 & 79
Br	6 & 6	6	6	7 & 7	6 & 6	6 & 6	6 & 6
Sex	♀	(♂)	—	(♀)	(♂)	—	(♂)
POMP	13	12	12 & 13	13 & 13	(13) & 13	13 & 12	13 & 14
IOP	9 & 9	9	9 & 9	9 & 9	(8) & 8	9 & 9	10 & 10
SOP	10-1-11	10-1-	10 & 11	11-1-12	11-1-9	11-1-11	11-1-11
TP	7 & 7	— & 6	6 & 6	7 & 7	5 & (5)	7 & 5	5 & 5
STP	3	5	3	2	3	3	3
$AO : D_2R$	9	10	7	9	8	9	6
V : AR	8	14	DNR	12	13	13	9

TABLE IX. — Regression parameters and associated data for morphometric comparisons between *Chionodraco hamatus* (including *Ch. kathleenae*) and *Ch. rastrospinosus*. Equations and abbreviations as in table VII. Upper figures are for *Ch. hamatus*, the lower for *Ch. rastrospinosus*.

Characters	Log a	b	ΣX_1	ΣX_3	S^2_{xp}	S^2_{yp}	S_{xyp}	S^2_b	$n_{1,3}$	N	t_b
HL on SL	— 0.358306	0.973816	19.979	22.767	0.007507	0.007072	0.007159	0.000248	9	27	0.242500
	— 0.642486	1.090435	13.084	14.809	0.003468	0.003724	0.003516	0.000179	6	18	
O on HL	— 0.650178	0.980952	18.171	21.111	0.007488	0.008384	0.007344	0.001182	10	30	0.008532
	— 0.659408	0.972032	10.400	12.295	0.003540	0.003398	0.003029	0.000854	6	18	
SnL on HL	— 0.198734	0.939796	*	*	*	0.007087	0.007206	0.000157	10	30	0.031553
	— 0.223658	0.951979	*	*	*	0.003498	0.003459	0.000119	6	18	
N-N on HL	— 1.224587	1.244898	*	*	*	0.008446	0.007687	0.000911	10	30	0.105471
	— 1.012122	1.146702	*	*	*	0.007504	0.004999	0.000693	6	18	
IO on HL	— 0.988455	1.210884	16.254	19.047	0.007936	0.012259	0.009554	0.000757	9	27	0.008060
	— 1.025346	1.241689	*	*	*	0.006800	0.004605	0.000821	6	18	
POL on HL	— 0.850227	1.184951	16.203	19.047	0.006981	0.010058	0.008033	0.000823	9	28	0.000622
	— 0.703886	1.116623	*	*	*	0.004809	0.003925	0.000456	6	18	
BD on HL	— 1.370708	1.461245	14.235	16.854	0.006358	0.012853	0.008053	0.002893	8	25	0.095872
	— 0.787506	1.160950	*	*	*	0.009224	0.005273	0.001751	6	18	
AO-V on HL	— 0.394726	1.087904	16.203	19.047	0.007098	0.008834	0.007212	0.001543	9	28	0.000865
	— 0.041578	0.906596	*	*	*	0.007146	0.004095	0.002631	6	18	
CL on HL	0.087486	0.728299	14.550	16.854	0.006969	0.005119	0.005481	0.000832	8	23	0.057405
	0.031308	0.780597	8.968	10.308	0.005051	0.003370	0.003932	0.000310	5	14	
VL on HL	0.783407	0.527778	16.203	19.047	0.007180	0.005876	0.005931	0.001616	9	27	0.000142
	0.732423	0.552507	*	*	*	0.002221	0.001660	0.001467	6	18	
LDSp on HL (Males)	— 1.912177	1.774904	7.334	8.378	0.007150	0.017997	0.011153	0.000930	4	13	0.793176
	— 1.398095	1.498721	1.699	2.090	0.028561	0.079202	0.047561	0.000792	1	4	
LDSp on HL (Females)	— 0.215410	0.914729	3.854	4.241	0.001051	0.006050	0.002113	0.003063	2	6	0.185702
	— 1.027813	1.282528	3.868	4.137	0.003305	0.005925	0.000300	0.010592	2	5	

* Values are the same as those for O on HL.

It is possible that the first dorsal fin is sexually dimorphic in both species as indicated by the difference in " b " values for the regressions of longest dorsal spine on head length (table IX). When males were compared with females, however, the differences proved not significant. Since our data are few and some sex identifications are questionable we do not consider the question settled.

Etymology : The name *rastrospinosus* is taken from the Latin *rastrum* (hoe, rake) and *spinosus* (thorny) in reference to the spiny gill rakers, an unusual character in icefishes. It should be treated as an adjective in agreement with *Chionodraco*, a masculine noun.

Trichiuridae

Paradiplospinus gracilis (Brauer, 1906)

Lepidopus gracilis Brauer, 1906 : 291, pl. 12 (original description and figure ; type locality : west coast of South Africa ; type in Berlin Museum ?) ; Tucker, 1956 : 79.
Paradiplospinus antarcticus Andriashev, 1960 : 244, fig. 1-2.
Paradiplospinus gracilis Bussing, 1965 : 215, fig. 11-12.

The example captured during " Hero " Cruise 72-2 is very large (403 mm SL) and it may be the largest specimen ever caught. Unfortunately it is in very bad condition, its sex is not determinable and its teeth are damaged. Bussing (1965) has shown that, this species is synonymous with *Paradiplospinus antarcticus* Andriashev, 1960, but differs from *Diplospinus multistriatus* Maul, 1948, in spite of the presence of pelvic fins in young individuals of *P. gracilis*.

We have been able to compare our specimen with some specimens in the U.S. National Museum and table 10 gives a summary of our observations. The measurements and data of fin rays are in good agreement with the description of *P. gracilis* as given by Bussing. The few proportions which differ slightly are due to the large size of our specimen.

The specimens examined at the U.S. National Museum all have the same tooth arrangement whatever the age of the individuals : the upper jaw has three long fixed fangs (two on the left, one on the right), arranged on the premaxillary and the dentary, and 10 small, irregularly spaced, pointed teeth.

Zoarcidae

Lycenchelys nigripalatum n. sp.

Holotype : total length 287 mm, mature male, station 12, 26 Feb. 1972, MNHN 1974-86. D 96 ; A 77 ; P 15 ; gill rakers 3 + 12 ; vertebrae 27 + 77.

The various measurements and counts are grouped in table XI where they may be compared with similar data from the other antarctic species of *Lycenchelys*. The note-

TABLE X — Body proportions (% SL) and meristic counts of *Paradiplospinus gracilis* (" Hero " specimen MNHN 1974-85, " Eltanin " specimens, USNM 208114, " Walther Herwig " specimens).

	MNHN 1974-85	" Eltanin " specimens (after BUSSING, 1965) (10 specimens)	USNM 208114	" Walther Herwig " specimens St 348/71	St 358/71
Standard length (SL) mm	403	37 to 384	69,3	198,7	325
% SL :					
Head length	17,5	28,1-18,3	21,9	18,0	18,5
Snout length	7,7	10,5- 7,3	8,1	7,5	8,0
Orbital diameter	2,8	6,5- 2,8	4,6	3,3	3,4
Upper Jaw	8,5	10,5- 7,1	7,5	7,3	8,7
Interorbital space	2,8	2,9- 1,3	1,3	1,8	2,4
Antedorsal distance	14,9	25,5-15,7	19,2	16,0	15,4
Body depth	7,2	3,5- 5,9	4,2	4,0	4,2
Antepectoral distance	16,9	29,5-17,7	22,6	18,5	18,2
Anteanal distance	72,9	77,0-71,4	73,4	72,3	72,8
Snout to anus length	65,7	71,6-62,6	65,9	63,6	65,4
Length of D_1	55,3	51,4-58,0	52,8	55,3	58,9
Length of D_2	24,8	17,5-27,0	24,0	24,8	18,5
Length of A	23,0	17,7-24,7	20,9	24,9	23,1
Fin rays : A	II, 27	II, 25-28	II, 26	II, 28	II, 27
D	36 + 32	36-37 + 28-32	36 + 32	36 + 31	37 + 29
P	14	13-14	13	13	13
V	0	0-1	1	1	1
C	16	17	17	16	17
Vertebrae	65 (32 + 33)	63-66	65 (33 + 32)	65 (33 + 32)	67 (33 + 34)

worthy proportions are the height of the body which slightly exceeds 10 % of the total length, the great depth of the head which is 58,7 % of the head length, the dorsal profile of the head which is slightly inclined anteriorly, and the width of the head which is 54,4 % of the head length. The anal fin is strongly moved posteriorly (the anal origin is much further posterior) (anteanal distance 42,4 % TL). The pectoral fin is long and exceeds 10 % of the TL. The interorbital space is wide (17,1 % HL). The gill openings descend further (lower) than the lower end of the pedunele of the pectoral fins. The pelvic fins are present but reduced. The first ray of the anal fin is found below the 21st ray of the dorsal fin. The lateral line is continuous to the level of the anus and discontinuous posterior to the anus ; it is situated in the lower third of the body. The body is covered by small rounded scales embedded in the skin (fig. 9).

The mucosa of the mouth is black which is characteristic for the species. The palatines each bear a row of teeth ; teeth present on vomer. Conical teeth present in upper jaw, pluriserial anteriorly, uniserial on the sides. The lower jaw bears teeth in several rows.

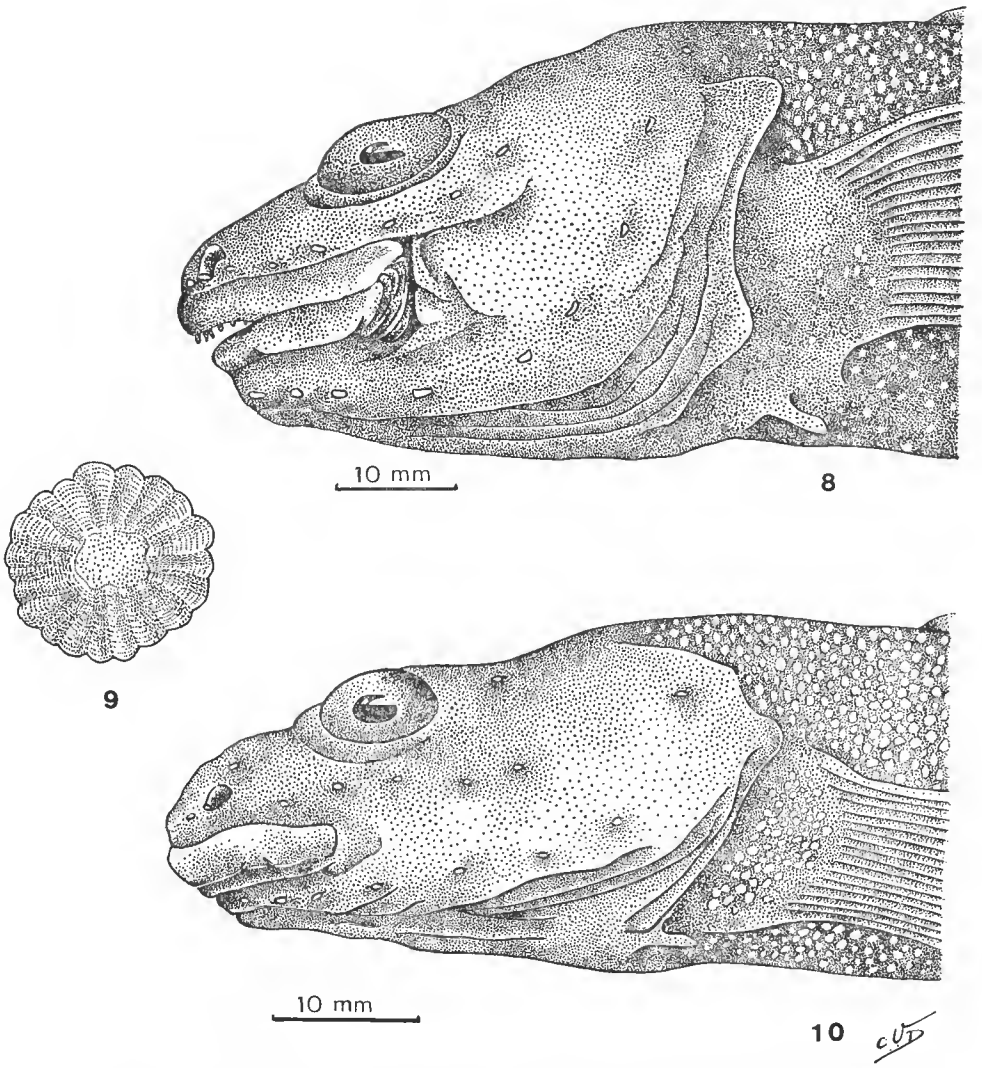


Fig. 8. — Lateral view of the head of *Lycenchelys nigripalatum*.
Fig. 9. — *Lycenchelys nigripalatum* : body-scale from the right side at the anus level.
Fig. 10. — Lateral view of the head of *Lycenchelys tristichodon*.

The pores of the cephalic lateral-line system are small and, in some canals, few in number. The supraorbital canals open to the exterior through only a single pore on each side, placed in front of the tubular nostrils ; there are no preorbital, interorbital or postorbital pores. On the other hand there are 6 infraorbital pores, 8 preoperculo-mandibular pores and one occipital pore (fig. 8).

TABLE XI. — Measurements and counts in the five Antarctic *Lycenchelys*.

	L. antarcticus	*L. bellingshauseni*	*L. aratrirostris*	*L. nigripalatum*	*L. tristichodon*
Total length (mm)	128	252	223	287	310
Body depth (% TL)	6,2	5,2	6,8	10,9	10,0
Head length (% TL)	16,7	16,7	16,6	16,8	13,4
Head depth (% TL)	33,3	38,0	44,6	58,7	55,0
Head width (% HL)	33,3	45,0	42,8	54,4	50,4
Orbital diameter (% HL)	16,7	18,0	22,2	18,7	20,5
Eye diameter (% HL)	—	16,7	18,0	16,9	18,9
Interorbital width (% HL)	6,2	—	—	17,1	11,9
Snout length (to eye) (% HL)	—	35,4	28,7	30,9	31,3
Snout length (to orbit) (% HL)	33,4	26,2	25,7	29,0	29,1
Upper Jaw length (% HL)	—	45,7	43,2	42,0	35,8
Snout to dorsal fin (% TL)	25,7	19,6	17,5	21,2	16,4
Snout to anal fin (% TL)	33,4	32,5	33,0	42,4	38,5
Pectoral fin length (% TL)	8,3	6,7	7,9	10,3	8,7
Ventral fin length (% TL)	—	1,2	1,3	—	—
Fin rays : Dorsal fin	105	102	104	96	109
Anal fin	99	86	85	77	91
Pectoral fin	—	16	16	15	17
1st ray of A below ray of D	8	17	19	21	18
Vertebrae :	24 + 98 = 122	23 + 85 = 108	23 + 84 = 107	27 + 77 = 104	28 + 99 = 117
Gill rakers	—	2 + 11 = 13	2 + 12 = 14	3 + 12 = 15	3 + 11 = 14
Pores : Supraorbital pores	—	4 + 4	4 + 4	1 + 1	2 + 2
Infraorbital pores	—	8 + 8	7 + 6	6 + 6	5 + 6
Preoperculo-mandibular pores	—	8 + 8	8 + 8	8 + 8	7 + 7
Postorbital pores	—	4 + 4	3 + 3	0 + 0	1 + 1
Occipital pores	—	0 + 0	0 + 0	1 + 1	1 + 1

Lycenchelys tristichodon n. sp.

Holotype : 310 mm total length, mature female ready to spawn ; Station 13 (26 Feb. 1972) ; MNHN No. 1974-87. D. 109, A 91, P 17, gill rakers 3 + 11, vertebrae 28 + 89.

Table XI presents the principal meristic characters of this species. The noteworthy proportions are as for *L. nigripalatum* : the deep body (10 % TL), the short head (13.7 % TL) which is a little deeper than wide (55 % and 50.4 % TL, respectively), the short upper jaw (35.8 % HL) and the small antedorsal distance (16.4 % TL). As in *L. nigripalatum* the anal fin is moved posteriorly (anteanal distance 38.5 % TL). The interorbital space is barely 12 % of the head length.

The gill openings extend ventrally to the level of the lower edge of the base of the pectoral fins. The pelvic fins are present but reduced. The first ray of the anal fin is placed below the 18th ray of the dorsal fin. The lateral line is very short and not clearly visible. The body is covered with very small rounded scales embedded in the skin.

The inside of the mouth is light in color. Three rows of teeth are present on each palatine, the median row being of much longer teeth. Teeth present on vomer. The teeth of the jaws are arranged as in *L. nigripalatum*.

The cephalic lateral-line pores are small as in the preceeding species but their arrangement is different. The supraorbital canals each have typical pores of the genus, one anterior and one posterior to the tubular nostrils. There are no preorbital pores or unpaired interorbital pore, but there is a very small postorbital pore on each side. Otherwise there are 5 or 6 infraorbital pores, 7 preoperculo-mandibular pores and one occipital pore (fig. 10).

Comparative notes : *L. nigripalatum* and *L. tristichodon* are fairly close, but differ in some particularly important characters. The head, upper jaw, predorsal distance, interorbital space and pectoral fins are smaller in *L. tristichodon* than in *L. nigripalatum*. The numbers of vertebrae and dorsal and anal rays are much greater in *L. tristichodon*. The positions of the supraorbital pores are clearly different between the two species. Postorbital pores are present in *L. tristichodon*, but absent in *L. nigripalatum*. Finally, the difference in color of the buccal mucosa allows the two species to be easily distinguished.

Lycenchelys tristichodon is rather close to *L. antarcticus* Regan, 1913, but the arrangement of the cephalic pores, the distance between the origins of the anal and dorsal fins (much smaller in *L. antarcticus*), and certain body proportions (head length, predorsal distance, interorbital space) allow one to distinguish them easily.

Lycenchelys nigripalatum is clearly distinguished from other species by its low numbers of dorsal and anal rays, the absence of postorbital pores, the great length of its pectoral fins and the great height of its head.

All of the above distinctive characters have permitted us to prepare the following key to the antartic species of the genus *Lycenchelys* :

Key to antarctic *Lycenchelys*

1a Anal fin with about 100 rays ; first ray of anal fin below eighth ray of dorsal fin more than 120 vertebrae ..... *L. antarcticus* Regan, 1913

1b Anal fin with less than 95 rays ; first ray of anal fin below at least fifteenth ray of dorsal fin ; less than 120 vertebrae 2

2a (1b) Palatines with only one or two teeth ; preanal distance less than 35 % of total length : pectoral length 40-50 % of head length 3

2b Palatines with 1-3 rows of teeth ; preanal distance greater than 35 % of total length ; pectoral length greater than 60 % of head length..... 4

3a (2a) Length of mandibular symphysis about 18 % of head length ; 6 or 7 infraorbital pores ; dorsal edge of opercular flap nearly horizontal ; eye about 22 % of head length..... *L. aratrirostris* Andriashev and Permitin, 1968

3b Length of mandibular symphysis about 12 % of head length ; 8 infraorbital pores ; dorsal edge of opercular flap nearly horizontal ; eye about 18 % of head length..... *L. bellingshauseni* Andriashev and Permitin, 1968

4a (2b) Palatines with one row of teeth ; lining of mouth blackish ; dorsal fin with about 96 rays ; anal fin with about 77 rays ; predorsal distance about 21 % of standard length ; ventral lateral line distinct to anus, discontinuous posteriorly ; vertebrae 27 + 77 = 104..... *L. nigripalatum* n. sp.

4b Palatines with three rows of teeth ; lining of mouth pale ; dorsal fin with about 109 rays ; anal fin with about 91 rays ; predorsal distance about 16 % of standard length ; ventral lateral line very short, indistinct even anterior to anus ; vertebrae 28 + 89 = 117..... *L. tristichodon* n. sp.

Acknowledgements

The field work resulting in this paper was made possible through support of U.S. National Science Foundation (N.S.F.) grant NV-24157 to John H. Dearborn (University of Maine) and through the aid furnished to J. C. Hureau and P. M. Arnaud by the Terres Australes et Antarctiques Françaises. A portion of the laboratory work was done with the aid of NSF grant OPP76-23043 to H. H. DeWitt, J. D. McCleave and J. H. Dearborn (University of Maine). DeWitt was also invited by the Muséum national d'Histoire naturelle to be present at the " Colloque sur les recherches océanographiques dans l'Océan Indien Austral ". This invitation permitted the completion of this paper. We are particularly grateful to J. H. Dearborn, R. H. Gibbs, the Smithsonian Institution, T.A.A.F. and the Comité National Français pour la Recherche Antarctique who made it possible for J.-C. Hureau to make two visits to the University of Maine at Orono and the Smithsonian Institution. The earlier " Eltanin " collections were obtained with the support of NSF grants G-19497, GA-238 and GA-448 to the University of Southern California.

REFERENCES

Andriyashev, A. P., 1958. — List of ichthyological stations and preliminary capture characteristics. *Repts. Complex Antarctic Expd. Acad. Sci. USSR* ; *Hydrol., Hydroch., Geol. & Biol. Stud., Res. Ship " Ob " 1955-1956* : 199-204 (In Russian).

— 1960. — New families of fishes for the Antarctic. Report No. 1. *Paradiplospinus antarcticus* gen. et sp. nov. (Pisces, Trichiuridae). *Zool. J., Acad. Sci. USSR*, **39** (2) : 244-249 (In Russian).

— 1967. — A review of the plunder fishes of the genus *Pogonophryne* Regan (Pisces, Harpagiferidae) with descriptions of five new species from the east antarctic and South Orkney Islands. *Acad. Sci. USSR, Zool. Inst., Stud. Mar. Fauna*, **4** (12) ; *Biol. Results Soviet Antarctic Exped., (1955-1958)*, **3** : 389-412, 5 pls. (In Russian ; translated by Israel Program for Sci. Transl., Jerusalem, 1968 : 399-425).

Andriyashev, A. P., & Y. Y. Permitin, 1968. — Two new species of Eelpouts of the genus *Lycenchelys* Gill (Pisces, Zoarcidae) from Bathypelagic Depths in the Scotia Sea (Antarctica). *J. Ichthyol.*, **8** (4) : 491-496.

Arnaud, P. M., & J.-C. Hureau, 1975. — Mission biologique en Péninsule antarctique à bord du navire américain R/V « Hero » (février-avril 1972). *T.A.A.F.*, **60** : 4-27, 17 fig., 3 maps.

Balushkin, A. V., 1976. — Brève révision des Nototheniides (*Notothenia* Richardson et les genres proches) de la famille des Nototheniidae. *Zoogeografiya i Sistematika*, **9** : 118-134 [French translation from the Russian].

Barlow, G. W., 1961. — Causes and significance of morphological variation in fishes. *Syst. Zool.*, **10** : 105-117.

Barsukov, V. V., & Yu. Ye. Permitin, 1959. — List of ichthyological collections. *Inst. Arctic Antarctic Sci. Invest., Soviet Antarctic Expd.*, **6** : 379-387 (In Russian).

Barsukov, V. V., & Yu. Ye. Permitin, 1960. — Ichthyological investigations. *Inst. Arctic Antarctic Sci. Invest., Soviet Antarctic Expd.*, **7** : 97-104 (In Russian).

Bellisio, N. B., R. B. López, & A. P. Tomo, 1972. — Distribucion vertical de la fauna bentonica en tres localidades antarticas ; Bahia Esperanza, Isla Petermann y Archipelago Melchior. *Contrnes. Inst. Antarct. argent.*, **142** : 87 p.

Bigelow, H. B., & W. C. Schroeder, 1965. — Notes on a small collection of rajids from the subantarctic region. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (Suppl.) : R38-R49.

Boulenger, G. A., 1902. — Pisces. *In* : Rept. Coll. Nat. Hist. made in the Antarctic Regions during the Voyage of the Southern Cross, London, British Museum (Nat. Hist.) : 174-189, pls. 11-18.

— 1907. — Fishes. *Natl. Antarctic Expd. Nat., Hist.*, II, *Zool.* : 1-5, 2 pls.

Brauer, A., 1906. — Die Tiefsee-Fische. 1. Systematischer Teil. *Wiss. ergebn. Dt. Tiefsee-Expd. "Valdivia" 1898-1899*, **15** (1) : 1-432, 16 pls., 2 maps.

Bussing, W. A., 1965. — Studies of the midwater fishes of the Peru-Chile Trench. *Am. Geophys. Union, Antarctic Research Ser.*, **5** : 185-227.

Dearborn, J. H., K. W. Allen, J.-C. Hureau & P. M. Arnaud, 1972. — Ecological and taxonomic studies of echinoderms, mollusks, and fishes from the Antarctic Peninsula. *Antarctic J. U. S.*, **7** (4) : 80-82.

DeWitt, H. H., 1962. — A new antarctic nototheniid fish with notes on two recently described nototheniiforms. *Copeia*, **4** : 826-833.

— 1964. — A revision of the antarctic genus *Racovitzia* (Pisces, Bathydraconidae). *Copeia*, **3** : 496-506.

— 1966. — A revision of the antarctic and southern genus *Notothenia* (Pisces, Nototheniidae). Stanford University, Ph. D. dissertation (unpublished ; available from University Microfilms Ltd) : 469 p., n° 66-14 649.

— 1971. — Coastal and deep-water benthic fishes of the Antarctic. *Am. Geogr. Soc., Antarctic Map Folio Ser.*, **15** : 10 p., 5 pls.

DeWitt, H. H., & J. C. Tyler, 1960. — Fishes of the Stanford Antarctic Biological Research Program, 1958-1959. *Stanford ichthyol. Bull.*, **7** (4) : 162-199.

Dollo, L., 1900. — Expédition Antarctique Belge. *Cryodraco antarcticus*, poisson abyssal nouveau recueilli par cette expédition. Communication préliminaire. *Bull. Acad. roy. Belgique (Classe sci.)*, **2** : 128-137.

Fischer, J. G., 1885. — Ichthyologische und herpetologische Bemerkungen. 1. Über Fische von Süd-Georgien. *Jb. hamb. wiss. Anst.*, **2** : 49-65, pls. 1-2.

Fowler, H. W., 1910. — Notes on batoid fishes. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **62** : 468-475.

Fowler, J. A., 1970. — Control of vertebral number in teleosts — an embryological problem. *Q. Rev. Biol.*, **45** : 148-167.

Gordon, A. L., & R. D. Goldberg, 1970. — Circumpolar characteristics of antarctic waters. *Am. Geogr. Soc., Antarctic Map Folio Ser.*, **13** : 1-5, pls. 1-18.

Gordon, A. L., & P. Tchernia, 1972. — Waters of the continental margin off Adélie Coast, Antarctica. *Am. Geophys. Union, Antarctic Research Ser.*, **19** : 59-69.

Gosse, J.-P., 1968. — Expéditions Antarctiques Belges. Poissons récoltés par l'expédition d'été 1967. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **44** (39) : 11 p.

Gould, S. J., 1966. — Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.*, **41** : 587-640.

Günther, A., 1876. — Remarks on fishes, with descriptions of new species in the British Museum, chiefly from southern seas. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 4, **17** : 389-402.

Hureau, J.-C., 1966. — Nouvelle description de *Raja eatonii* Günther, 1879, Rajidae endémique des îles Kerguélen (Antarctique). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 2, **38** (4) : 396-399.

— 1970. — Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **68** (1391) : 244 p.

— 1974. — La distribution géographique des poissons de l'Antarctique. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **434** : 4-16.

Lindsey, C. C., & R. W. Harrington, 1972. — Extreme vertebral variation induced by temperature in a homozygous clone of the self-fertilizing cyprinodontid fish *Rivulus marmoratus*. *Can. J. Zool.*, **50** : 731-744.

Lönnberg, E., 1905. — The fishes of the Swedish South Polar Expedition. *Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolarexpd. 1901-1903*, **5** (6) : 69 p., 5 pls.

— 1906. — Contributions to the fauna of South Georgia. I. Taxonomic and biological notes on vertebrates. *K. Svenska Vetenskakad. Handl.*, n. ser., **40** (5) : 104 p., 12 pls.

López, R. B., & N. B. Bellisio, 1967. — *Dissostichus mawsoni* y *Chionodraco kathleenae* (Pisces, Perciformes) de Bahia Esperanza, p. 24-43. *In* : N. B. Bellisio, Peces Antarticos del Sector Argentino (Parte V), Republica Argentina, Armada Argentina, Servicio de Hidrografia Naval, Publ. H. 905 : 45 p.

Maul, G. E., 1948. — Quatro peixes novos dos mares da Madeira. *Boln. Mus. Municipal, Funchal*, **3** (6) : 41-55.

Miller, R. G., & R. Reseck, Jr., 1961. — *Chionodraco markhami*, a new antarctic fish of the family Chaenichthyidae. *Copeia*, **1** : 50-53.

Norman, J. R., 1937 *a*. — Coast fishes. Part. II. The Patagonian region. '*Discovery*' *Rep.*, **16** : 1-150, pls. 1-5.

— 1937 *b*. — Fishes. *British Australian New Zealand Antarctic Research Expd., Repts., Ser. B (Zool. Botan.)*, **1** (2) : 49-88.

— 1937 *c*. — Diagnoses of new notothenioiform fishes collected by the 'Discovery' Expedition. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 10, **20** : 475-476.

— 1938. — Coast fishes. Part III. The Antarctic Zone. '*Discovery*' *Rep.*, **18** : 1-104, 1 pl.

Nybelin, O., 1951. — Subantarctic and antarctic fishes. *Kommandor Chr. Christensens Hvalfangstmuseum I Sandefjord, Publ. 18. Sci. Results "Brategg" Expd. 1947-48*, **2** : 32 p.

Pappenheim, P., 1912. — Die Fische der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. I. Die Fische der Antarktis und Subantarktis. *Deutsche Südpolarexpd. 1901-1903, Bd. 13, Zool.*, **5** : 161-182, pls. 9-10.

Permitin, Yu. Ye., 1966. — Some new data on specific composition and distribution of fish in the Sea of Scottia. *Vop. Ikhtiol.*, **6** (3) : 424-431 (In Russian).

— 1969. — New data on the specific composition and distribution of fish in the Scotia Sea. *Vop. Ikhtiol.*, **9** (2) : 221-239 (In Russian ; English translation in *Probl. Ichthyol.*, **9** (1) : 167-181).

— 1973. — Fecundity and reproductive biology of icefish (Chaenichthyidae), fish of the family Muraenolepidae and dragonfish (Bathydraconidae) of the Scotia Sea. *Vop. Ikhtiol.*, **13** (2) : 245-248 (In Russian ; English translation *in* : *J. Ichthyol.*, **13** (2) : 204-258).

PERMITIN, Y. Y., & Y. I. SAZONOV, 1974. — The Systematics of *Notothenia squamifrons* Günther and related species. *J. Ichthyol.*, **14** (4) : 503-514.

REGAN, C. T., 1913. — The antarctic fishes of the Scottish National Antarctic Expedition. *Trans. R. Soc. Edinb.*, **49** : 229-292, 11 pls.

— 1914 *a*. — Diagnoses of new marine fishes collected by the British Antarctic (' Terra Nova ') Expedition. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 8, **13** : 11-17.

— 1914 *b*. — Fishes. *British Antarctic (" Terra Nova ") Expd., 1910, Nat. Hist. Rept., Zool.*, **1** (1) : 1-54, pls. 1-13.

RESECK, J., Jr., 1961. — A note on fishes from the Ross Sea, Antarctica. *N. Z. Jl. Sci.*, **4** (1) : 107-115.

ROULE, L., 1913. — Description d'un genre nouveau et de deux espèces nouvelles de poissons antarctiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 1re sér., **19** (1) : 4-7.

ROULE, L., F. ANGEL, & R. DESPAX, 1913. — Poissons. *Deuxième Expd. Antarctique Française (1908-1910)* ; *Sci. Nat. : Documents Sci.* : 25 p., 4 pls.

SIMPSON, G. G., A. ROE, & R. C. LEWONTIN, 1960. — Quantitative Zoology. Harcourt, Brace & Co., vii & 440 p.

SPRINGER, S., 1971. — Three species of skates (Rajidae) from the continental waters of Antarctica. *Am. Geophys. Union. Antarctic Research Ser.*, **17** : 1-10.

TÅNING, A. V., 1952. — Experimental study of meristic characters in fishes. *Biol. Rev.*, **27** : 169-193.

TUCKER, D. W., 1956. — Studies on the trichiuroid fishes. 3. A preliminary revision of the family Trichiuridae. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, Zool. **4** (1) : 1-130.

VAILLANT, L. L., 1906 *a*. — Sur les poissons recueillis pendant l'Expédition Antarctique Française commandée par le Dr. Jean Charcot. Note préliminaire. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris.*, 1re sér., **12** : (3) : 138-140.

— 1906 *b*. — Sur une nouvelle espèce de *Chaenichthys* provenant de l'Expédition Antarctique Française sous le commandement du Dr Jean Charcot. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 1re sér., **12** : 246-247.

WAITE, E. R., 1916. — Fishes. *Australasian Antarctic Expd., 1911-1914, Sci. Repts., Ser. C — Zool. Botan.*, **3** (1) : 3-92, 5 pls., 2 maps.

Manuscrit déposé le 26 juin 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1978,
section A, nº 3 : 821-825.

Description de *Platyglanis depierrei* n. gen., n. sp. (Pisces, Bagridae) du Sanaga (Sud Cameroun)

par Jacques Daget *

Résumé. — Description d'un genre nouveau et d'une espèce nouvelle, *Platyglanis depierrei*, du Sanaga, Sud Cameroun. Le genre *Platyglanis* est voisin du genre *Notoglanidium* (Famille des Bagridae), mais s'en distingue par un allongement très prononcé et un aplatissement dorso-ventral du corps.

Abstract. — Description of a new genus and new species, *Platyglanis depierrei*, from the Sanaga River, South Cameroon. *Platyglanis* is akin to *Notoglanidium* (Bagridae), but differs by a very pronounced lengthening and dorso-ventral flattening of the body.

Dans les envois de Poissons du Sanaga (Sud Cameroun) qui m'ont été adressés récemment par M. Daniel Depierre, professeur à l'École nationale supérieure agronomique de Yaoundé, se trouvaient plusieurs exemplaires d'un Silure appartenant à une espèce et à un genre nouveaux. Ce dernier doit être placé au voisinage du genre *Notoglanidium*, de la famille des Bagridae, sous-famille des Auchenoglanidinae *sensu* Jayaram, 1966.

PLATYGLANIS n. gen.

Diagnose : Corps allongé, comprimé dorso-ventralement et tête très aplatie. Dorsale basse comprenant une épine osseuse courte et 9-(10) rayons mous. L'adipeuse également basse s'étend jusqu'à la caudale. Anale longue à 25-28 rayons. Ventrale à 6 rayons, insérée sous les derniers rayons de la dorsale. Pectorale avec une épine osseuse serratulée et 8 rayons mous. Caudale arrondie. Narines largement séparées, les antérieures tubuleuses s'ouvrant sur la lèvre supérieure, les postérieures en forme de fente, plus proches des yeux que du bord antérieur du museau. Quatre paires de barbillons, les nasaux rudimentaires, les maxillaires et les mandibulaires internes et externes longs et filiformes. Lèvres papilleuses. Œil supère, sans bord libre. Membrane branchiostège échancrée, étroitement soudée à l'isthme. Dents villiformes aux mâchoires. Palais sans dents. Processus occipital très court et largement séparé de la plaque interneurale. Vertèbres : 43-46 en arrière du complexe vertébral, dont 31-33 caudales ; 9 rayons branchiostèges.

Espèce-type : *Platyglanis depierrei*.

Platyglanis depierrei n. sp.

Exemplaires examinés : 1978-759, 1 ex. holotype, LS 150 mm (Depierre coll., 4-IV-1978), LT 172 mm. — 1978-760, 3 ex. paratypes, LS 92-131-140 mm (Depierre coll., 4-IV-1978), LT 106-150-160 mm. — 1978-761, 1 ex. paratype, LS 110 mm (Depierre coll., 13-XII-1977), LT 125 mm. — 1978-762, 1 ex. paratype, LS 50 mm (Depierre coll., 23-III-1978), LT 59 mm.

* *Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231, Paris Cédex 05.*

Tous ces exemplaires proviennent du Djim (affluent du Mbam lequel se jette dans le Sanaga en aval des chutes Nachtingal) aux environs du pont franchissant la rivière sur la piste qui mène de Nguila à Ngorro. Ils ont été capturés à l'aide d'Aquatox, dans un biotope à fonds presque exclusivement rocheux, avec quelques coulées de sable, sans végétation aquatique apparente.

Description

Le corps allongé a sa hauteur comprise 9,1 à 13,8 (12) fois dans la longueur standard [1]. La tête aplatie est 1,2 à 1,4 (1,4) fois aussi longue que large. Sa longueur est comprise 3,8 à 5,2 (5,2) fois dans la longueur standard. Le museau, large et arrondi, est compris 3,1

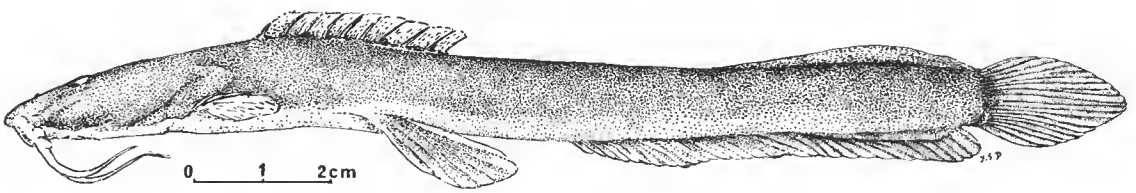


Fig. 1. — *Platyglanis depierrei*, holotype MNHN n° 1978-759, vue latérale.

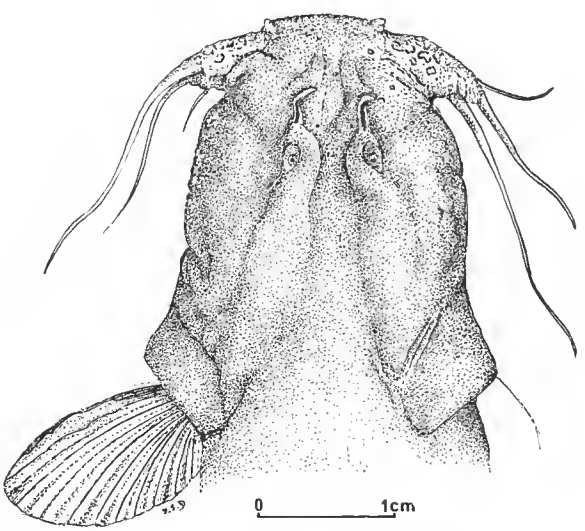


Fig. 2. — *Platyglanis depierrei*, holotype MNHN n° 1978-759, vue dorsale de la tête.

1. Les valeurs limites sont celles observées sur les 6 exemplaires-types, la valeur entre parenthèses correspond à l'holotype.

à 3,7 (3,1) fois dans la longueur de la tête. L'œil, petit, sans bord libre, est supère. Son diamètre est compris 13 à 17 (14,5) fois dans la longueur de la tête et 2 à 2,4 (2,25) fois dans la distance interorbitaire. Les narines sont bien séparées. Les antérieures, tubuleuses, s'ouvrent sur la lèvre supérieure, à peu près dans l'axe des yeux. Les narines postérieures, en forme de fentes, sont moins écartées l'une de l'autre que les antérieures et plus proches des yeux que de l'extrémité du museau. La bouche est large, terminale, les lèvres papilleuses. Le barbillon nasal est rudimentaire. Le barbillon maxillaire, filiforme comme les mandibulaires, fait 0,4 à 0,6 (0,56) fois la longueur de la tête. Le mandibulaire externe fait 0,55 à 1 (0,93) fois la longueur de la tête et le mandibulaire interne 0,25 à 0,5 (0,45) fois cette longueur.

Les dents sont villiformes. La bande de dents prémaxillaires est environ deux fois plus étendue transversalement que longitudinalement. Les branchiospines sont peu nombreuses : 6 sur la partie inférieure et 1 sur la partie supérieure du premier arc branchial. Le processus huméral est rudimentaire et caché sous la peau. Les pectorales comportent une forte épine osseuse, légèrement arquée et faiblement serratulée sur ses deux bords. Elle est suivie de 8 rayons mous. Les plus longs rayons font 0,4 à 0,55 (0,55) fois la longueur de la tête. Les ventrales comportent un rayon simple et 6 rayons branchus. Elles sont insérées sous les derniers rayons de la dorsale et font 0,45 à 0,6 (0,52) fois la longueur de la tête. La dorsale basse se compose d'une courte épine osseuse et de 9, parfois 10 rayons branchus (I.9). La distance prédorsale, mesurée depuis l'extrémité du museau, fait 1,15 à 1,4 (1,31) fois la longueur de la tête et la base de la dorsale fait 0,7 à 0,9 (0,9) fois cette longueur. L'adipeuse, basse, débute loin de la dorsale, à peu près au niveau du milieu de l'anale, et joint la caudale. Celle-ci est arrondie. L'anale comprend 25-28 (27) rayons. Sa base fait 1,6 à 2,5 (2,23) fois la base de la dorsale et la distance préanale, mesurée depuis l'extrémité du museau, fait 2,2 à 2,9 (2,75) fois la longueur de la tête.

La coloration est uniformément sombre sur la face dorsale, blanchâtre sur la face ventrale. Il n'y a aucune tache ni marque colorée sur le corps ou les nageoires.

L'individu jeune, mesurant 50 mm de longueur standard, est nettement moins allongé que les autres et il est vraisemblable que la croissance en longueur n'est pas isométrique pour toutes les parties du corps, ce qui expliquerait les écarts très importants pour les valeurs numériques données plus haut.

L'espèce est dédiée à M. Daniel Depierre.

Position systématique

L'espèce décrite ci-dessus se place naturellement près des genres *Notoglanidium* et *Liauchenoglanis*. Elle s'en distingue cependant très nettement par son allongement et le nombre de rayons à la dorsale et à l'anale. En effet les *Notoglanidium* (*N. walkeri* Günther, 1902, *N. thomasi* Boulenger, 1916, *N. pallidum* Roberts et Stewart, 1976) ont I.9-15 rayons à la dorsale et 6-12 à l'anale, alors que les *Liauchenoglanis* (*L. maculatus* Boulenger, 1916) ont I.19-20 rayons à la dorsale et 11-12 à l'anale. Il est vrai que d'après Poll (1957) *Liauchenoglanis* ne mériterait pas d'être séparé de *Notoglanidium* « car il n'en diffère que par le nombre des rayons branchus de la dorsale ». Cependant, même si l'on réunit les quatre espèces dans un même genre, celle récoltée par M. Depierre s'en distingue nettement par

Mensurations (en mm) et caractères méristiques des types.

	Holotype	Paratypes				
Longueur totale	172	160	150	125	106	59
Longueur standard	150	140	131	110	92	50
Hauteur du corps	12,5	11	10,5	8	8	5,5
Longueur tête	29	28	27	24	18	13
Largeur tête	20,5	20	19,5	18	15	10,5
Longueur museau	9,5	9	8,5	7,5	5,5	3,5
Diamètre œil	2	2	1,8	1,5	1,3	1
Distance interorbitaire	4,5	4	4	3,5	3	2,25
Barbillon maxillaire	15	12	12	12	10	7,5
Barbillon mand. ext.	27	20	15	20	18	11
Barbillon mand. int.	13	9	8	10	9	6
Distance prédorsale	38	34	34	29	25	15
Base dorsale	26	23	21,5	17	16	10
Distance préanale	80	75	72	61	52	29
Base anale	58	51	50	42	34	18
Longueur pectorale	16	15	14	12	9	5,5
Longueur ventrale	18	15	15	14	10	6
Dorsale	I-9	I-9	I-10	I-9	I-9	I-9
Anale	27	28	27	28	26	25
Pectorale	I-8	I-8	I-8	I-8	I-8	I-8
Ventrale	6	6	6	6	6	6
Vertèbres en arrière du complexe vertébral	45	45	46	45	44	43

son allongement, son aplatissement dorso-ventral et sa nageoire anale à 25-28 rayons. C'est pourquoi j'ai créé pour elle le genre *Platyglanis*. J'ai comparé des radiographies des types de *Platyglanis depierrei* et d'un *Notoglanidium walkeri* de l'Agneby (Côte d'Ivoire). La structure cranienne est tout à fait comparable, compte tenu d'une largeur relative moindre chez *Platyglanis*. La principale différence porte sur le nombre de vertèbres. En arrière du complexe vertébral, j'ai en effet compté 12-13 précaudales et 31-33 caudales chez *Platyglanis*, 10 précaudales et 24 caudales chez *Notoglanidium*.

La sous-famille des Auchenoglanidinae comprendrait donc cinq genres que l'on peut facilement identifier à l'aide de la clef suivante :

1 — Œil à bord libre ; D. I. 7-8 ; A. 10-14 ..... *Auchenoglanis*
1′ — Œil sans bord libre 2
2 — Dorsale à 1.7 rayons ; A. 10-12 ..... *Parauchenoglanis*
2′ — Dorsale à I.9-20 rayons 3
3 — Dorsale à I.19-20 rayons ; A. 11-12 ..... *Liauchenoglanis*
3′ — Dorsale à I.9-15 rayons 4
4 — Anale à 6-12 rayons ..... *Notoglanidium*
4′ — Anale à 25-28 rayons ..... *Platyglanis*

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

JAYARAM, K. C., 1966. — Contributions to the study of the Fishes of the family Bagridae. 2. A systematic account of the African genera with a new classification of the family. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, **28** (3) : 1064-1139, 4 fig.

POLL, M., 1957. — Les genres des poissons d'eau douce de l'Afrique. *Annls Mus. r. Congo belge, Sér. 8 vo.*, Zool., **54** : 1-191, 49 pl.

Manuscrit déposé le 8 novembre 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section A, nº 3 : 827-832.

La distribuzione del vairone (Pisces, Cyprinidae) in Italia e suo rinvenimento nel fiume Biferno nel Molise

par Piergiorgio Bianco *

Riassunto. — Dopo un accenno allo stato tassonomico del gruppo *Leuciscus soufia* e alla distribuzione della forma endemica italiana, viene segnalata per la prima volta la presenza di *Leuciscus soufia muticellus* nel Biferno in Molise. Questo fiume é l'ultimo a sud del versante adriatico che presenta un habitat idoneo alla sopavvivenza della specie.

Résumé. — Après une courte discussion sur la taxinomie du groupe *Leuciscus soufia* et sur la distribution de la forme endémique de l'Italie, la présence de *Leuciscus soufia muticellus* dans le fleuve Biferno (Molise, partie sud-est de la péninsule) est pour la première fois signalée. Ce fleuve est le plus méridional du versant adriatique des Apennins dans lequel il y a un habitat favorable à la survie de l'espèce.

Abstract. — The taxonomy of the *Leuciscus soufia* group is briefly discussed ; the range of the endemic italian subspecies *Leuciscus soufia muticellus* is also pointed out. Its presence in the Biferno river (Molise, SE peninsular Italy) is for the first time recorded. This river is the most southern of the Adriatic apenninian side, with suitable habitat for this species.

Introduzione

Il genere *Telestes*, in passato, veniva considerato da alcuni AA come un sottogenere di *Leuciscus* da cui se ne differenziava per la presenza del peritoneo scuro (Vladykov, 1931). Questo carattere, come la frequente dissimmetria dei denti faringei, non vennero in seguito ritenuti sufficienti alla separazione per cui attualmente si preferisce riunire questo gruppo al genere *Leuciscus*.

Al gruppo *Leuciscus soufia* appartengono, secondo Spillman (1961) e d'Aubenton *e coll.* (1970), tre forme diffuse nell'Europa centro-meridionale (dalla Francia alla Romania), nella regione illirica e in Italia. *Leuciscus soufia soufia* (Risso, 1826) é localizzata nel fiume Var presso Nizza. Questa sottospecie si avvicina a *Leuciscus soufia agassizi* (Cuvier et Valenciennes, 1844) ad ampio areale, per una simile distribuzione dei caratteri meristici, mentre se ne discosta per caratteri metrici, forma delle pinne e profili del dorso e del ventre. Queste due forme, nel complesso, si differenziano da *Leuciscus soufia muticellus* (Bonaparte, 1837), endemica italiana, per avere medie meristiche più elevate, capo più sottile, corpo più affusolato e i denti faringei biseriati quasi sempre simmetrici. Le tre forme hanno una analoga biologia e raggiungono, in media, le stesse dimensioni.

* *Istituto di Zoologia dell'Università di L'Aquila, Piazza Regina Margherita, 7 — 67100 L'Aquila, Italia.*

Bonaparte (1832-1841) descrive due specie per l'Italia : *Leuciscus muticellus* e *Telestes Savignyi*. In seguito vennero attribuite all'unica specie *L.s. muticellus* da Canestrini (1874). Tra le sinonimie considerate da questo ultimo autore, *Leuciscus comes* (Costa, 1838) delle acque campane, viene accettata anche da Tortonese (1970), mentre *Leuciscus brutius* (Costa, 1838) della Calabria é stata attribuita alla specie *Leuciscus cephalus cabeda* (Risso, 1826) da Cataudella (1974).

Distribuzione

Berg (1932) definisce l'areale di *L.s. muticellus* basandosi essenzialmente sui lavori di Pavesi (1896) e Scotti (1898) : Italia centro-settentrionale dall'Isonzo e Po fino all'Arno e Tevere. Tale distribuzione venne ripresa dagli autori stranieri successivi fino a Banarescu *e coll.* (1971). Tortonese (1970) estende i limiti alla Campania basandosi sul lavoro di Costa (1838). La pubblicazione del Ministero Agricoltura e Foreste (1931) riporta una distribuzione che in molti punti é in contrasto con lavori di più vecchia data e con i nuovi dati. Per il Lazio, ad esempio, non ne segnala la presenza nei bacini minori, mentre Bonaparte (1832-1841) affermava che il vairone era presente in abbondanza in tutti i fossi e fiumi della regione. Noi, d'altronde, ne abbiamo verificata la presenza nei fiumi Marta, Fiora e Mignone. Per la Campania, la specie viene segnalata fino al fiume Sele che rappresenta il limite meridionale della distribuzione per il versante tirrenico.

Fig. 1. — Areale italico del vairone e nuova stazione di raccolta.

Nell'Italia settentrionale la frequenza della specie in natura diminuisce man mano che si procede verso oriente. Secondo Tellini (1895), Ninni (1907) e Pomini (1937) nel Friuli e in Veneto é quasi ovunque rara. Nelle altre regioni del versante adriatico la specie é frequente, ma tende a scomparire a sud delle Marche. Non esisteva, infatti, alcun dato sulla sua presenza in Abruzzo, Puglia e Molise. Manca nelle regioni insulari.

Durante delle campagne di raccolta tenute negli anni 1975-1976-1977 nelle provincie meridionali é stata accertata la presenza di *L. s. muticellus* nel Molise nel fiume Biferno. La sua attuale distribuzione in Italia é rappresentata quindi nella figura 1.

Materiali e metodi

I tre individui della collezione sono stati pescati nei pressi di Boiano (Cb) nel fiume Biferno il 29-IV-1975 (fig. 1). Sono stati fissati in formalina al 5 % e in seguito passati

Tabella I. — Distribuzione dei caratteri metrici e meristici di 13 esemplari di *L.s.muticellus*.

Fiumi	BIFERNO			MIGNONE									
N. cat.	70	71	72	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135
Lt	122	82	83	135	87	68	75	76	106	123	148	134	81
Ls	98	63	68	108	69	52	58	58	82	97	118	109	63
Lc	22,2	16	17,9	28,3	17,2	14	15	15,7	21,2	26	29	26	16,2
Po	5,2	3,6	4	7,9	4,9	3,2	3,7	3,6	5,5	7	8	7,1	4
Ø	5,3	4,3	4,4	6,5	4,2	3,7	4,1	4	4,9	6	7	5,9	4
Hm	26,5	16	21	30	17,5	13,2	15	15,5	21,3	26,7	30,6	27,3	17,5
hm	11	7,3	8	12,5	8,4	6,3	6,9	7,3	9,6	11,9	13,6	12,8	7,9
Sc	9,2	6,3	7,1	11,9	7,3	6,1	6,6	7	8,4	11,2	13	11,6	7,2
D III +	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
A III +	9	8	7	8	8	8	8	8	8	8	8	9	8
V II +	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7
P I +	13	14	14	15	15	14	14	14	14	15	14	14	14
C	19	19	19	19	19	19	–	19	–	19	19	19	21
I. I.	48	50	47	48	47	46	46	47	47	49	49	49	48
Vert.	–	41	40	–	43	–	–	–	41	41	–	41	40
D. far.	52·24	52·24	52·24	52·24	52·24	52·24	42·24	52·24	52·24	52·24	52·24	52·24	52·24

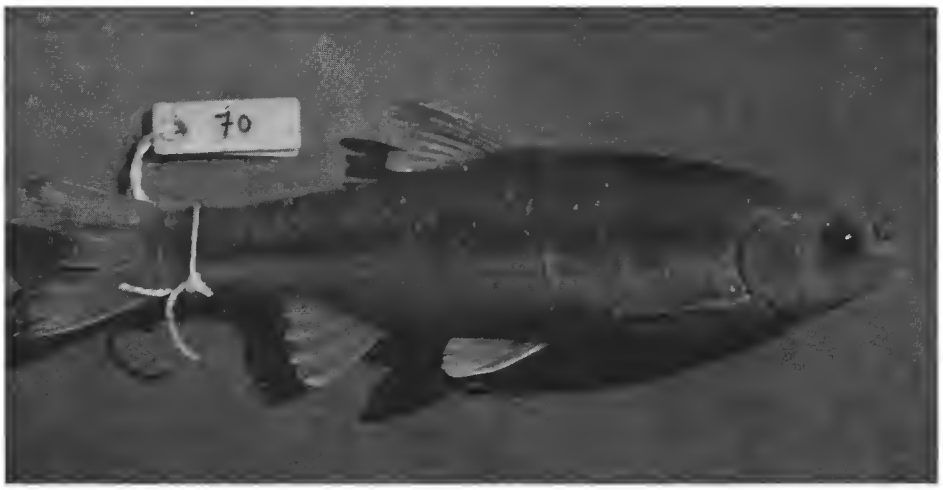


Fig. 2. — Femmina adulta di vairone del Biferno.

in alcool al 65 %. Gli esemplari del Biferno sono stati confrontati con 10 individui raccolti nel fiume Mignone (Lazio a nord di Roma) nel giugno 1974. Le misurazioni sono state fatte con i seguenti criteri : lunghezza totale (Lt) dall'apice del muso all'estremità della caudale ; lunghezza standard (Ls) dall'apice del muso al punto di inserzione superiore della caudale ; lunghezza del capo (Lc) dall'apice del muso al margine posteriore dell'opercolo membrana esclusa ; distanza preorbitale (Po) dall'apice del muso al margine anteriore dell'occhio ; spessore del capo (Sc) distanza orizzontale tra i margini anteriori delle orbite. Le conte dei raggi delle pinne, del numero vertebrale e delle squame della l.l. sono state effettuate seguendo la metodologia tradizionale. La morfologia dei denti faringei é stata studiata in tutti gli esemplari esaminati. Il materiale studiato é stato depositato presso il Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, numero di catalogo 1979-75 i 1979-76.

Morfologia

Nella tabella I sono esposti i dati relativi alle misurazioni metriche e conte meristiche. Dall'analisi non compaiono sostanziali differenze tra gli individui considerati. Come aspetto esterno i vaironi del Molise presentano il muso più ottuso e corto e la bocca leggermente più infera rispetto a quelli del Mignone. Nel complesso possono venire quindi ascritti alla sottospecie endemica italiana *L. s. muticellus* (fig. 2).

Secondo Spillman (1961) il rapporto Po/Sc × 100 dovrebbe essere uguale o minore a 65 per i nostri vaironi e maggiore o uguale per quelli di oltr'alpe. Negli individui N. 126-127-132 é invece superiore. Tale criterio di distinzione non può quindi ritenersi valido. Lo stesso vale per Po/Ø × 100 ; non é infatti possibile separare le tre razze in base a classi di variabilità di questo rapporto in quanto i nostri esemplari presentano valori che ne comprendono l'intero areo. La legge di Spillman pare invece valere per gli individui del Biferno che hanno il muso più corto almeno nei tre esemplari in studio.

Conclusioni

Il reperto é di notevole interesse se si tiene conto che la specie non é stata ancora mai rinvenuta nei fiumi adriatici di Puglia e Molise. Tra le raccolte effettuate in tutti i corsi d'acqua di queste regioni, sono stati pescati esemplari di *L. s. muticellus* soltanto nel Biferno che rappresenta, quindi, il limite meridionale della distribuzione per il versante adriatico. Rimane da accertare la sua presenza in Abruzzo. La mancanza della specie nei fiumi a sud del Biferno, é attribuibile a motivi ecologici. Questi, infatti, presentano regimi di secca estiva con forti riduzioni di portata e raggiungimento di elevate temperature dell'acqua (27-30°C) anche in zona sorgiva. La specie in esame non sopporta le elevate temperature e, secondo le ricerche di Spillman (1974), la sottospecie diffusa in Francia non é in grado di sopravvivere in aeque stagnanti. D'altronde Dorier (1957) ha scelto *Leuciscus soufia* come pesce tipo della zona del temolo nei luoghi dove questo é assente, cioé principalmente nelle provincie meridionali. Il Biferno é l'ultimo fiume a sud del versante adriatico a presentare una regione alta fredda (zona della trota) e a offrire, nella zona intermedia, un habitat idoneo alla esistenza della specie. La sua presenza in questo fiume é molto rara e dopo il 1975 non é stato più possibile rinvenire esemplari. I locali ne ignorano l'esistenza e la confondono con il cavedano.

BIBLIOGRAFIA

Aubenton, F. d', J. Daget et J. Spillman, 1970. — Classification numérique des Blageons, *Leuciscus (Telestes) soufia* (Pisces, Cyprinidae) - 8e note - *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (5) : 839-848.

Banarescu, P., M. Blanc, J.-L. Gaudet et J.-C. Hureau, 1971. — European Inland Water Fish. FAO, Fishing News, London.

Berg, L. S., 1932. — Übersicht der Verbreitung der Süsswasserfische Europas. *Zoogeographica*, **1** : 107-208.

Bonaparte, C. L., 1832-1841. — Iconografia della Fauna italica. Roma, **3**.

Canestrini, G., 1874. — Fauna d'Italia, Pesci. Vallardi, Milano, **3** : 1-36.

Cataudella, S., 1974. — *Leuciscus cephalus* Risso nelle acque interne calabre. (Pisces, Ciprinifornes). *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **29** : 21-27.

Costa, O. G., 1838. — Fauna del Regno di Napoli, Pesci. Napoli : 1-28.

Dorier, A., 1957. — Répartition du Barbeau méridional (*Barbus meridionalis* Risso) dans le sud-est de la France. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **1** : 141-149.

Ministero Agricoltura e Foreste, 1931. — La pesca nei mari e nelle acque interne d'Italia. Roma, **2** : 469-491.

Ninni, E., 1907. — I pesci e la pesca d'acqua dolce nelle provincie di Venezia e di Treviso. Venezia, 76 p.

Pavesi, P., 1896. — La distribuzione dei pesci in Lombardia. Pavia, 40 p.

Pomini, F. P., 1937. — Osservazioni sull'ittiofauna delle acque dolci del Veneto e indagini riguardanti la pesca. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **13** : 262-312.

Scotti, L., 1898. — La distribuzione dei pesci d'acqua dolce in Italia. *G. ital. Pesca e Acqic.*, **2** : 4-12 ; 42-48 ; 76-82 ; 170-179.

Spillman, C. J., 1961. — Faune de France, Poissons d'eau douce. Paris, **65** : 303 p.

— 1974. — Comportement d'une population de Blageons, *Leuciscus (Telestes) soufia* (Poissons, Cyprinidae) élevés en eau stagnante. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 246, Zool. 170 : 1241-1245.

Tellini, A., 1895. — I pesci e la pesca d'acqua dolce nel Friuli. Udine, 111 p.

Tortonese, E., 1970. — Fauna d'Italia, Osteichthyes. Bologna, Calderini, **10** : 565 p.

Vladykov, V., 1931. — Poissons de la Russie sous-carpathique (Tchécoslovaquie). *Mém. Soc. zool. Fr.*, **29** : 217-374.

Manuscrit déposé le 10 février 1978.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 1, 1979,
section A, nº 3 : 833-836.

Première capture aux îles Gambier de *Praealticus bilineatus* (Peters, 1868) (Pisces, Blenniidae)

par L. André Maugé et Yves Plessis *

Résumé. — *Praealticus bilineatus* a été capturé pour la première fois aux îles Gambier et dans l'archipel des Australes. Ceci représente une extension intéressante de l'aire de répartition de l'espèce. Une description détaillée des spécimens est donnée.

Abstract. — *Praealticus bilineatus* is recorded from Gambier and Tubuai Islands for the first time. This represents an interesting extension of the range of this species. A complete description of the specimens is given.

Lors d'une mission en Polynésie, l'un d'entre nous (Y. P.) a rapporté un certain nombre de spécimens d'une Blennie appartenant à la tribu des Salariini et au genre *Praealticus* Schultz et Chapman, 1960 [1]. Le poisson a été rapporté à l'espèce *Praealticus bilineatus* par Victor G. Springer qui, à cette occasion, a souligné la nécessité de faire une révision de ce genre signalé pour la première fois aux Gambier et aux Australes.

Selon Herre (1953 : 810) le poisson signalé à Tahiti sous le nom de *Salarias bilineatus* (*non* Valenciennes, 1836) par Kner (Reise Novara, II : 198, 1865) et par Günther (Fische der Südsee, II : 208, 1877) pourrait appartenir à cette espèce.

L'extension de l'aire de répartition de *P. bilineatus* aux îles Gambier et Australes est intéressante. Il a semblé utile de donner une description détaillée des spécimens provenant de ces îles situées à l'une des extrémités de l'aire de répartition de l'espèce.

Praealticus bilineatus (Peters, 1868)

= *Salarias bilineatus* Peters, 1868, *Monatsber. Akad. Wiss. Berlin* : 268. Localité du type : Récif corallien à l'est de Lauang, île Samar, Philippines.

Spécimens étudiés : 15 ♂, longueurs standard comprises entre 31 et 65 mm ; 23 ♀, longueurs standard comprises entre 29,5 et 70 mm. La plupart des individus provient des îles Gambier, 1 a

* *Laboratoire d'Ichtyologie Générale et Appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 Paris, Cedex 05.*

1. Schultz et Chapman, 1960, Bulletin 202 U.S. Nat. Mus., II : 368. Espèce-type : *Salarias natalis* Regan, 1909, par désignation originale. *Salarias natalis* Regan, 1909, *Proc. zool. Soc. London* : 405 ; localité du type : île Christmas — Océan indien.

été capturé à Raevavae (îles Australes) et 4 sont originaires de Mururoa. Ces spécimens ont été placés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle sous la référence, 1978 : 515 à 519.

Description

Dorsale : (XI)-XII-(XIII), (18)-19-(20), ($\bar{x}$ pour les ♂ : 19,13 et pour les ♀ : 19,07) ; Anale : II, (19)-20-(21) ($\bar{x}$ pour les ♂ : 20,22 et pour les ♀ : 20,27) ; Pectorale : 15 (une dissymétrie de 1 rayon est apparue chez trois individus, ce qui représente 9 %) ; Pelvienne : I, 3 ; Caudale avec un nombre variable de rayons divisés, de 0 (longueur standard 30 mm) à 9 (longueur standard dépassant au moins 45 mm). La nageoire dorsale présente une profonde encoche entre ses parties épineuse et molle ; le dernier rayon de la partie molle de la nageoire est relié par une membrane au pédoncule de la nageoire caudale ; cette dernière reste libre de la nageoire dorsale. La première épine de la nageoire anale est chez la femelle partiellement masquée par la papille anale ; le dernier rayon de la nageoire est normalement libre de toute attache membraneuse avec le pédoncule de la nageoire caudale ; sur l'un des spécimens cependant, existe une membrane rudimentaire. Le rayon le plus interne de la nageoire pelvienne est grêle. La nageoire pectorale comporte au moins quatre de ses rayons inférieurs épaissis ; elle se termine distalement à un niveau généralement antérieur à l'anus.

La hauteur est comprise entre 4,88 et 6,32 fois dans la longueur standard avec une moyenne de 5,71 ($\bar{x}$ = 5,66 chez les ♀ et 5,76 chez les ♂). La tête est comprise entre 4,33 et 6 fois dans cette même longueur avec une moyenne de 4,93 ($\bar{x}$ = 4,90 chez les ♀ et 4,99 chez les ♂). L'œil est compris entre 3,13 et 4,83 fois dans la longueur de la tête avec une moyenne de 3,81 ($\bar{x}$ = 3,83 chez les ♀ et 3,93 chez les ♂).

Les dents sur les mâchoires sont incisiformes et mobiles. Leur apex est généralement teinté de brun. La mâchoire supérieure compte environ 170 dents et la mâchoire inférieure 140. Il n'y a pas de canines antérieures, mais le dentaire porte de chaque côté une forte canine postérieure. Le vomer est nu. Les deux lèvres sont sans crénelures. Les membranes branchiostèges sont libres de l'isthme. La fente operculaire n'est pas restreinte.

Il n'y a pas de cirre nucal. Le cirre supra-orbitaire est large et mince, rubanné ; sa tranche n'est point dirigée vers l'avant de la tête ; en effet, la base large du cirre est implantée selon une direction perpendiculaire ou presque à l'axe longitudinal. Ce cirre est variablement orné, mais comporte toujours une lame centrale effilée en pointe simple ; les bords

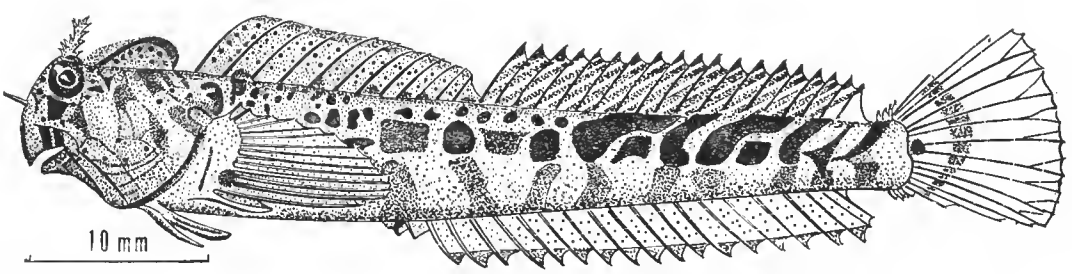


Fig. 1. — *Praealticus bilineatus* (Peters, 1868).

de la lame sont dentés et montrent des cirres latéraux courts. Le cirre nasal est généralement simple (un seul individu montre un petit cirre latéral) et implanté sur la partie dorsale du rebord de la narine antérieure.

La crête occipitale est présente dans les deux sexes. Elle apparaît, sous la forme d'un petit triangle, sur les spécimens de 30 mm de longueur standard. Elle est normalement développée chez les individus dont la longueur atteint 32 mm. La crête semble plus importante chez le mâle.

Les lignes sensorielles céphaliques comportent 10 pores circum-orbitaires, dont 1 est situé au-dessus de la narine postérieure et 1 sur le supra-orbitaire ; 4 pores mandibulaires et 6 pores préoperculaires, sans cirres. Tous ces pores sont simples. La commissure supratemporale montre un seul pore situé sur la ligne médio-dorsale juste en arrière de la crête occipitale.

La ligne latérale est incomplète. Elle se termine généralement sous la partie épineuse de la nageoire dorsale, où elle ne dépasse guère le niveau de la 9e ou de la 10e épine. Chez quelques individus, la ligne latérale s'incurve en direction du milieu des flancs ; cette partie terminale est alors constituée de courts tubules isolés qui ne dépassent pas vers l'arrière le niveau de l'origine de la nageoire dorsale molle.

Il n'y a généralement que douze épines à la nageoire dorsale et rares sont les individus qui en ont treize. Mais il faut noter que chez les individus qui ont douze épines l'intervalle entre la dernière d'entre elles et le premier rayon mou est plus grand que celui existant soit entre les diverses épines, soit entre les divers rayons mous. La place d'une treizième épine est ainsi réservée et il est permis de penser que cette espèce qui a normalement douze épines à la nageoire dorsale dérive d'une forme à treize épines.

Coloration

En milieu conservateur la coloration varie en fonction de la taille et probablement du sexe. Les petits individus sont clairs avec des marques brunes très atténuées, les grands spécimens sont très foncés sans marques discernables. Les seuls éléments constants de la livrée sont la coloration des nageoires dorsale et anale, une tache brune ocellée à la base des rayons médians de la nageoire caudale et, dans une moindre mesure, les maculatures de la gorge et de la crête occipitale.

L'ensemble du corps est régulièrement « sablé » de mélanophores. Le péritoine est foncé ou noir.

La dorsale épineuse est initialement hyaline avec une bande submarginale brune et quelques maculatures brunes (30 mm). Elle s'assombrit progressivement et les maculatures s'organisent en stries courtes et en points (36 mm), puis exclusivement en points dont le nombre croît jusqu'à ce que l'individu atteigne une taille d'environ 40 mm. La coloration définitive semble être une double rangée de gros points brun rouge sur chacune des membranes interradiaires. La partie molle de la nageoire dorsale est initialement (30 mm) uniformément brun gris, avec une bande brune submarginale ; elle montre cependant des amorces de stries claires. Le nombre de celles-ci s'accroît avec l'âge et l'aspect de la nageoire se modifie : elle montre des stries brunes très obliques, parfois anastomosées entre elles et séparées par des interespaces étroits et clairs.

La nageoire anale est hyaline à une taille de 30 mm, mais elle montre de petites accumulations de chromatophores à l'extrémité subdistale de chaque rayon. A une longueur de

36 mm la nageoire est largement bordée de gris. Lorsque la taille est supérieure, elle est uniformément gris noirâtre.

La nageoire caudale montre, à la base des rayons médians, un point noir dont la bordure est parfois diffuse et souvent largement occellée de clair. Le reste de la nageoire présente des maculatures brun foncé indistinctes.

Les nageoires pelviennes suivent la coloration générale du corps et sont soit claires, soit foncées.

Souvent une épaulette brune, verticale, apparaît sur la base de la nageoire pectorale ; la base des rayons est soulignée, dans la moitié dorsale de la nageoire, par une ligne ou une tache brune et, dans la moitié ventrale, par une tache claire.

A une longueur standard de 30 mm la crête occipitale est réduite à un minuscule triangle noir. Elle est normalement développée chez les individus d'une longueur standard supérieure à 32 mm et montre sur les 2/3 postérieurs une tache brune semi-lunaire. Selon les individus, cette tache est plus ou moins foncée. La crête porte, en outre, un nombre variable de points foncés, les uns larges et diffus, les autres petits et à contours nets ; plus rarement la crête occipitale est entièrement foncée ou bien ne montre que des taches diffuses.

Sur les individus de coloration claire, la gorge montre un point médian brun, évoluant en chevron avec l'âge, et encadré par un double chevron. De chaque côté, celui-ci est limité par une barrette brune s'étendant entre le rictus et la base de la nageoire pelvienne. Sur les individus de coloration foncée, l'ensemble de la gorge varie du brun noirâtre au noir. Les lèvres sont alors noires et parfois toute la partie dorsale du museau prend la même teinte. La série examinée montre que tous les stades sont possibles entre les deux types de coloration.

Les jeunes individus ont sur le corps une dizaine de barres verticales brun rouge, grossièrement groupées par aire. Certaines de ces barres débordent sur la base de la nageoire dorsale. A une longueur standard de 50 mm, cette livrée a presque complètement disparu. Elle ne subsiste que sur la partie dorsale des flancs et à la base de la nageoire ; sous la ligne axiale du corps elle ne subsiste que sous la forme de taches quadrangulaires. Au-delà de 50 mm en longueur standard, la livrée tend vers une coloration foncée plus ou moins uniforme et les maculatures, lorsqu'elles subsistent, sont des marbrures indistinctes.

Les photographies en couleur de cette espèce montrent une ornementation céphalique chez la femelle, telle que nous l'avons figurée. La coloration générale est vert-jaune, les maculatures sont brunes. La nageoire pectorale est jaune orangé. La coloration du mâle rappelle celle de la femelle mais en plus sombre ; les chevrons des flancs sont presque noirs au-dessus de la ligne axiale et violet clair en dessous.

LITTÉRATURE CITÉE

Herre, 1939. — The Philippine Blennies. *Philipp. J. Sci.*, **70** (4) : 315-372.

— 1939. — Check list of Philippine fishes. Research Report 20, Fish and wildlife Service.

Smith-Vaniz, W. F., et V. G. Springer, 1971. — Synopsis of the tribe Salariini, with description of five new genera and three new species. *Smithson. Contrib. Zool.*, **73**.

Manuscrit déposé le 21 septembre 1978.

Achevé d'imprimer le 30 septembre 1979

IMPRIMERIE NATIONALE

9 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.